SONDERABDRUCK AUS
ZOOLOGISKA BIDRAG FRÅN UPPSALA. BAND 27

STUDIEN ÜBER DAS INTEGUMENT DER SOLENOGASTREN

NEBST BEMERKUNGEN ÜBER DIE VERWANDTSCHAFT ZWISCHEN DEN SOLENOGASTREN UND PLACOPHOREN

VON

SIGURD HOFFMAN

UPPSALA 1947
APPELBERGS BOKTRYCKERIAKTIEBOLAG

STUDIEN ÜBER DAS INTEGUMENT DER SOLENOGASTREN

NEBST BEMERKUNGEN ÜBER DIE VERWANDTSCHAFT ZWISCHEN DEN SOLENOGASTREN UND PLACOPHOREN

INAUGURALDISSERTATION

WELCHE ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE MIT GENEHMIGUNG DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN SEKTION DER WEITBERÜHMTEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT ZU UPPSALA AM 17. JANUAR 1948 UM 10 UHR VORMITTAGS IM ZOOLOGISCHEN HÖRSAALE ÖFFENTLICH VERTEIDIGT WIRD

VON

SIGURD HOFFMAN
FIL. LIC., GÄSTR.-HÄLS.

UPPSALA 1947
APPELBERGS BOKTRYCKERIAKTIEBOLAG

SONDERABDRUCK AUS
ZOOLOGISKA BIDRAG FRÅN UPPSALA. BAND 27

STUDIEN ÜBER DAS INTEGUMENT DER SOLENOGASTREN

NEBST BEMERKUNGEN ÜBER DIE VERWANDTSCHAFT ZWISCHEN DEN SOLENOGASTREN UND PLACOPHOREN

VON

SIGURD HOFFMAN

UPPSALA 1947
APPELBERGS BOKTRYCKERIAKTIEBOLAG

776/49

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548004_0007

Studien über das Integument der Solenogastren nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft zwischen den Solenogastren und Placophoren.

Von

SIGURD HOFFMAN

(Uppsala).

Mit 52 Figuren im Text.

Inhalt.

Seite

Vorwort 295

ERSTER TEIL. Das Integument der jetzigen Solenogastren 297

I. Frühere Forschungsresultate 298
A. Das spiculatragende Integument 298
B. Die Bauchfurche der Neomenioideen 308
C. Der Mundschild der Chaetodermatiden 312

II. Das Integument von *Proneomenia antarctica* 316
A. Das Äussere des Tieres 316
B. Das spiculatragende Integument 319
a. Epidermis propria 319
b. Die Epidermispapillen 322
c. Die Cuticula 337
d. Die Spicula 340
C. Die Bauchfurche 352

III. Vergleichende Untersuchungen über das Integument verschiedener Solenogastren 363
A. Das spiculatragende Integument 363
B. Die Bauchfurche 372
C. Der Mundschild von *Chaetoderma nitidulum* 376

Seite

ZWEITER TEIL. Hatten die Vorfahren der Solenogastren einen Fuss und einen Mantel ähnlich denen der Placophoren? 385

I. Die Argumente PELSENEERS und WIRÉNS 385

II. Neue Argumente 388

A. Die Morphologie der Schalendrüse 388

B. Die Morphologie des Atriums 408

III. Die Annahme THIELES, dass die ganze Ventralhälfte der Solenogastren dem Fuss der Placophoren homolog ist .. 413

IV. Schlussbemerkungen 422

Literaturverzeichnis 425

Vorwort.

Bei Veröffentlichung meiner Untersuchung über das Integument der Solenogastren ist es mir ein Bedürfnis, in erster Linie meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. Nils v. Hofsten, zu danken. Er hat mir die Anregung zu dieser Arbeit gegeben und eine von Prof. Axel Wirén hinterlassene wertvolle Schnittsammlung über Solenogastren für mich reserviert, lange bevor ich an ihre Bearbeitung denken konnte. 3 ½ Jahre hatte ich den unschätzbaren Vorzug, sein Amanuensis am Zootomischen Laboratorium des Zoologischen Instituts in Uppsala sein zu dürfen. Dank seiner Unterstützung konnte ich mich während eines Jahres ganz von Erwerbsarbeit frei machen und mich dieser Untersuchung widmen sowie zwei für dieselbe wichtige Reisen unternehmen, die eine nach der Zoologischen Station Kristineberg, die andere nach dem Skarnsund im Trondheimfjord. Für alles dies und für sein mir auch in vielen anderen Beziehungen erzeigtes Wohlwollen spreche ich ihm meinen wärmsten Dank aus.

Dem jetzigen Präfekten des Zoologischen Instituts in Uppsala, Herrn Prof. Dr. Sven Hörstadius, sage ich meinen herzlichen Dank für das Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegengebracht hat, sowie dafür, dass ich durch ihn eine Anstellung am Institut erhielt, die mich von einem besonders zeitraubenden Schuldienst befreite, welcher den Abschluss dieser Arbeit unmöglich gemacht hätte.

Für anregende Besprechungen und ständige Hilfsbereitschaft danke ich Herrn Prof. Dr. Gösta Jägersten und Herrn Dozenten Dr. Ivar Sperber. In Dankesschuld stehe ich auch zu meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. Sven Ekman, und zu Herrn Prof. Dr. Per Eric Lindahl für ihr freundliches Interesse an meinen Forschungen.

Bei meinem Aufenthalt auf der Zoologischen Station Kristineberg erleichterte deren Vorsteher, Herr Dr. Gunnar Gustafson, meine Arbeit mit grösstem Entgegenkommen, wofür ich ihm grossen Dank schuldig bin.

Für finanzielle Unterstützung spreche ich K. Svenska Vetenskapsakademien und Stiftelsen Lars Hiertas Minne meinen ergebensten Dank aus.

Endlich danke ich Herrn Fil. Kand. Bo Svenonius für ausserordentlich wertvolle Hilfe bei Redaktion der Arbeit, Frl. Amy Wästfelt, welche mit grosser Sorgfalt und Geschicklichkeit meine mikroskopischen Präparate angefertigt und die meisten meiner Zeichnungen mit Tusche ausgezogen hat, sowie Herrn Dr. Konrad Flex für seine Gewissenhaftigkeit und unermüdliche Hilfsbereitschaft bei Übertragung der Abhandlung ins Deutsche.

ERSTER TEIL.

Das Integument der jetzigen Solenogastren.

Die Solenogastren können bekanntlich in zwei Unterordnungen eingeteilt werden: Chaetodermatoidea und Neomenioidea; die erstere umfasst die Familie Chaetodermatidae, die letztere die Familien Lepidomeniidae, Neomeniidae und Proneomeniidae.

Bei allen Solenogastren kommt ein eigenartig gebautes Integument vor, zu dem sich eine Entsprechung nur beim Mantel der Placophoren findet. Dieses sog. spiculatragende Integument ist in erster Linie durch eine mehr oder weniger dicke Cuticula gekennzeichnet, in welche verschieden geformte Kalkkörperchen (Spicula) eingelagert sind.

Hinsichtlich des Integuments sind die beiden Unterordnungen der Solenogastren scharf dadurch voneinander geschieden, dass das spiculatragende Integument bei den Chaetodermatiden den Körper ringsum bedeckt, während es bei den Neomenioideen ventral durch eine längsverlaufende Rinne, die sog. Bauchfurche, unterbrochen ist, die — wenigstens typisch — mit einem Flimmerepithel bekleidet ist. Ausserdem ist zu erwähnen, dass die Chaetodermatiden eine örtliche Integumentdifferenzierung in der Nähe der Mundöffnung aufweisen, welche bei den Neomenioideen fehlt. In diesem sog. Mundschild wird eine Cuticula ohne Spicula gebildet.

Gymnomenia pellucida Odhner, die wegen der Angabe des Autors (1921, p. 50), dass Kalkbildungen im Integument überhaupt fehlen, als eine besondere Familie (Gymnomeniidae) aufgefasst wird, ist wahrscheinlich hinsichtlich des Integuments nicht mit genügender Genauigkeit untersucht und unrichtig beurteilt worden. Dieses nur 4,5 mm lange Tier, welches man bloss in zwei Exemplaren angetroffen hat, ist nämlich in Formalin konserviert worden, weshalb es sehr wohl denkbar ist, dass Kalkbildungen, falls sie vorhanden waren, ausgelöst worden sind. Dass ein eventuelles Vorhandensein von Spicula sich durch Einsenkungen oder Löcher in der Cuticula kundgetan haben müsste, ist sehr unsicher. Odhner glaubt nämlich auch festgestellt zu haben, dass die dünne Cuticula auf der Oberfläche ein Netzwerk von erhabenen Leisten aufweist,

die den Zellgrenzen in der Epidermis entsprechen. Falls diese eigenartige Oberflächenstruktur wirklich vorhanden sein sollte, könnte es kaum verwundern, wenn die Spiculaeinsenkungen völlig maskiert worden wären. Für wahrscheinlicher halte ich es jedoch, dass die Unebenheiten der Cuticula in Spiculaeinsenkungen bestehen und nicht so entstanden sind, wie ODHNER annimmt.

Mit Ausschluss der unsicheren Verhältnisse bei *Gymnomenia* haben wir also drei verschiedene Integumentarten bei den Solenogastren in Betracht zu ziehen:

1. das spiculatragende Integument bei allen Solenogastren,
2. die Bauchfurche der Neomenioideen,
3. den Mundschild der Chaetodermatoideen.

I. Frühere Forschungsresultate.

A. Das spiculatragende Integument.

In dem spiculatragenden Integument lassen sich drei Teile unterscheiden: die Epidermis (Hypodermis), die Cuticula und die Spicula. Aus praktischen Gründen kann man in einem Teil der Fälle (bei den Proneomeniiden und einer Anzahl Neomeniiden) auch zwischen der Epidermis propria, welche die eigentliche Epithelschicht unter der Cuticula ist, und den Epidermispapillen unterscheiden, welche mehr oder weniger schlanke Ausläufer vom Epithel in die Cuticula sind.

E p i d e r m i s p r o p r i a. Ausnahmsweise (PRUVOT 1891, p. 733 und NIERSTRASZ 1902, p. 25) ist die Epidermis als ein mehrschichtiges Epithel beschrieben worden. Sonst gilt allgemein, dass sie aus einem einschichtigen Epithel besteht, das zum grössten Teil aus kubischen oder zylindrischen Zellen aufgebaut ist. Nur WIRÉN (1892: 1, p. 27) hat für diese Elemente eine andere Zellform angegeben, indem er bei *Chaetoderma nitidulum* die Zellen als stundenglasförmig mit dazwischenliegenden linsenförmigen Interzellularräumen beschreibt. Das Plasma wird im allgemeinen bloss als feinkörnig bezeichnet. WIRÉN (1892: 1, p. 27) und HOLMGREN (1902, p. 16—18) haben beide bei *Chaetoderma nitidulum* eine vertikale Streifung im Plasma beobachtet. Nach WIRÉN besteht diese aus äusserst kleinen, in Reihen angeordneten Körnchen, nach HOLMGREN aus wirklichen Fibrillen, über deren Natur er sich aber nicht ausspricht. HOLMGREN gibt ferner an, »das Vorkommen von abweichenden Hypodermiszellen» konstatiert zu haben; in diesen beobachtete er »eine periphere Lage am Eisenhämatoxylinpräparate intensiv schwarz gefärbter Körperchen, von welchen nach aussen ein Büschel von cuticularisierten Fäden ausgeht».

Aus diesem Grunde betrachtet er diese Körnchen als »Blepharoplasten einer Ciliarzelle, deren Cilien cutinisiert sind».

Da es wohl wahrscheinlich ist, dass die von WIRÉN und HOLMGREN beobachtete fibrilläre Struktur der Epidermiszellen eine gemeinsame cytologische Grundlage hat, die sie in verschiedener Weise aufgefasst haben, erscheint es angebracht, diese näher zu untersuchen. Auch die Angabe HOLMGRENS, dass es unter den gewöhnlichen Epidermiszellen Flimmerzellen mit cuticularisierten Cilien gibt, muss geprüft werden, teils weil sie an sich ziemlich unwahrscheinlich wirkt, teils weil nichts Ähnliches von anderen Forschern beobachtet worden ist.

Seit PRUVOT (1891, p. 735) nimmt man allgemein an, dass die gewöhnlichen Epidermiszellen die Cuticula bilden. Wie man diesen Prozess auffasst, wird unten bei Beschreibung der Cuticula besprochen werden.

Zwischen die gewöhnlichen Epidermiszellen sind andere Zellelemente eingefügt. Grössere, mehr rundliche Zellen mit sehr verschiedenartigem Inhalt (grobkörnigem, feinkörnigem, homogenem) pflegen schlechthin als Drüsenzellen aufgefasst zu werden. Obgleich sie sehr gewöhnlich zu sein scheinen, ist nur in einem Fall (HEATH 1911, p. 156) ein feiner Ausführungsgang von den Zellen nach der Körperoberfläche als sicher angegeben. Meist wird die Existenz eines Ausführungsganges kategorisch bestritten.

Als sog. Riesenzellen hat WIRÉN (1892: 1, p. 29 und 33) bei *Chaetoderma nitidulum* eine Art grosse, rundliche Zellen in der Epidermis beschrieben, welche er als Leukozyten auffasst, die aus den Blutbahnen in die Epidermis gewandert sind. Hier sollen sie zuerst die Aufgabe haben, Spicula zu bilden, worauf sie »zu Niederschlagsorten von Detritus werden». Da WIRÉN direkte Beobachtungen weder über die Einwanderung in die Epidermis noch über die Verwandlung der spiculumbildenden Zellen in eigentliche Riesenzellen machen konnte, sondern seine Ansicht bloss auf das stützt, was er als Zwischenformen zwischen den drei Zellarten (Leukozyten, spiculumbildenden Zellen und Riesenzellen) betrachtet, ist seine Auffassung recht hypothetisch. THIELE (1894, p. 279), HOLMGREN (1903, p. 16) und HEATH (1911, p. 28, 55) haben diesem Problem ihre Aufmerksamkeit zugewandt und sind alle drei zu dem Ergebnis gelangt, dass kein Grund für WIRÉNS Annahme vorliegt.

Nach NIERSTRASZ (1905, p. 657) und HEATH (1911, p. 55) entsprechen die Riesenzellen der Chaetodermatiden den ebenerwähnten Drüsenzellen in der Epidermis propria, nach WIRÉN dagegen (1892: 2, p. 21) den grossen Zellen in den Endanschwellungen der Epidermispapillen anderer Solenogastren. Da spezielle Merkmale, welche die Riesenzellen mit den Drüsenzellen der Epidermis propria oder mit den grossen Zellen in den Epider-

mispapillen gemeinsam haben, nicht nachgewiesen sind, ist klar, dass wir hier eine ungelöste Frage vor uns haben.

Wenigstens in einem frühen Stadium des spiculumbildenden Prozesses müssen auch die Bildungszellen der Spicula zu den Elementen gerechnet werden, die zur Epidermis gehören, und diese Lage dürften sie häufig während der ganzen Dauer der Spiculumbildung behalten. Da diese Zellen sowohl in bezug auf Form als auf Anordnung in einem engen Verhältnis zu den Spicula stehen, erscheint es mir am natürlichsten, sie zusammen mit diesen Gebilden zu beschreiben.

In einigen Fällen fand Heath (z.B. 1911, p. 156, und 1918, p. 235) in der Epidermis »slender elements which may perform a sensory function» (Heath 1911, p. 27). Da er indes keinen Zusammenhang zwischen diesen Zellen und Nerven entdecken konnte, sagt er selbst, dass die Sinnesfunktion nicht ganz sichergestellt sei.

Die Epidermispapillen. Bei den Solenogastren mit dicker Cuticula, d. h. den Pronеomeniiden und einem Teil der Neomeniiden, werden sog. Epidermispapillen gebildet, d. h. mehr oder weniger schlanke, aus der Epidermis propria vorspringende Partien, die in den oberen Teil der Cuticula hinaufreichen. Wenigstens in der Regel sind sie mehrzellige Gebilde, bei denen man einen schmaleren Stiel, der von der Epidermis ausgeht, und eine distale globuläre Anschwellung unterscheiden kann, die sich in der Nähe der freien Cuticulafläche befindet. Bei zwei Neomeniidengattungen (*Neomenia* und *Halomenia*) wird der Stiel als ein Zylinder aus gewöhnlichen Epidermiszellen geschildert, in den ein Zapfen aus dem subepithelialen Gewebe hineinragt (Wirén 1892: 2, p. 20, Thiele 1894, p. 224 und Heath 1911, p. 147). Sonst scheint ein schmaler, kompakter Stiel, ausschliesslich von Epidermiszellen gebildet, das Gewöhnlichste sowohl bei den Neomeniiden als den Proneomeniiden zu sein. Bei zwei Proneomenia-Arten (Nierstrasz 1908: 1, p. 1 und Thiele 1913: 1, p. 55) sind diese Stiele als verzweigt beschrieben worden.

Wie die Zellen in diesen schmalen, soliden Stielen angeordnet sind, ob sie z.B. eine einfache Reihe bilden, oder ob auch mehrere Zellen in demselben Niveau nebeneinander liegen, scheint in keinem Fall festgestellt zu sein. Bisweilen werden die Stiele ohne Kerne abgebildet, so dass es aussieht, als sei der Stiel von langen Ausläufern entweder der Zellen in der Epidermis propria oder der Endanschwellungen aufgebaut.

Obgleich es sich als schwer erwiesen hat, das mikroskopische Bild der Endanschwellungen der Papillen sicher zu deuten, scheinen alle Forscher darüber einig zu sein, dass die Endanschwellungen von einer Art Drüsenzellen aufgebaut sind. Heath, der sich durch grosse Sorgfalt bei seinen Untersuchungen auszeichnet und zweifellos (dank dem reichlichen Material, über das er verfügte) die grössten Möglichkeiten hatte, die End-

anschwellungen zu studieren, hat sich über sie folgende Ansicht gebildet: »The cells composing the swollen portion are apparently filled in life with a highly spongy, possibly vacuolated protoplasm which in preserved material may shrink greatly, producing radiating pseudopodia-like processes» (1911, p. 27). Die Beobachtungen anderer Forscher haben diese Auffassung nicht widerlegt.

Wenn die Endanschwellungen der Papillen von drüsenartiger Natur sind, muss der Zellinhalt besondere Aufmerksamkeit auf sich ziehen. Im allgemeinen hat man die Substanz in den Vakuolen als vollständig klar beschrieben, aber in einem Teil der Fälle (HANSEN 1889, p. 7, WIRÉN 1892: 2, p. 20, HEUSCHER 1892, p. 480 und THIELE 1894, p. 245) als körnig oder grobkörnig. Nur HEUSCHER hat dabei dem Zellinhalt (bei *Proneomenia sluiteri*) ein eingehenderes Studium gewidmet. Nach ihm scheiden die Zellen »ein zunächst grobkörniges, gegen aussen sich aber immer feiner zerteilendes Sekret aus». Ferner bringt er die verschiedenen Sekretformen mit dem Entwicklungsstadium der Endanschwellungen in Zusammenhang. »In jungen, noch unausgebildeten Drüsen, die in den tieferen Lagen der Cuticula, in der Region der Spiculabecher liegen», behauptet er nämlich Zellen mit fast ausschliesslich grobkörnigem Inhalt festgestellt zu haben. Nach HEUSCHERS Beobachtungen sollen also die verschiedenen Sekretformen verschiedene Stadien der Sekretbildung sein.

Ziemlich oft (z.B. KOWALEVSKY & MARION 1887, p. 31, HEUSCHER 1892, p. 481, WIRÉN 1892: 2, p. 22, 71, THIELE 1894, p. 259 sowie 1902: 1, p. 256, NIERSTRASZ 1902, p. 7 und HEATH 1911, p. 96) hat man beobachtet, dass sich die Papillenanschwellungen nach aussen öffnen. KOWALEVSKY & MARION sowie HEUSCHER erblicken hierin einen natürlichen Zustand, den sie mit ihrer unten wiedergegebenen Ansicht in Zusammenhang bringen, dass die Cuticula durch Entleerung des Papilleninhalts auf oder in der Oberflächenschicht der alten Cuticula gebildet wird. WIRÉN, NIERSTRASZ und HEATH sehen hierin wohl auch etwas Natürliches, schreiben diesem Umstand aber keine biologische Bedeutung zu. Nach ihnen stellen nämlich die offenen Papillen bloss das degenerierende Endstadium im Leben der Papillen dar. H. HOFFMANN (1929: 1, p. 26) hält es nicht für ausgeschlossen, dass die offenen Papillen eine Artefakterscheinung sind. Hier wie hinsichtlich des Papillensekrets herrscht also grosse Unsicherheit über den wirklichen Sachverhalt.

Noch auf zwei andere Einzelheiten im Bau der Papillen sei hier hingewiesen. HEATH erwähnt in einigen Fällen (1911, p. 119, 134, 143) das Vorkommen von »greenish yellow granules», »yellowish green pigment» oder »yellowish pigment granules» (was wohl alles dasselbe bedeuten dürfte) in den Papillenzellen. Ferner gibt derselbe Autor in einer Anzahl von Fällen (1911, p. 93, 96, 117, 147) eine mehr oder weniger

faserige Struktur im Innern der Papillenstiele an, die nach ihm — wenn auch nicht mit Sicherheit — auf dem Vorhandensein von Nervenfasern beruht. Auch HANSEN (1889, p. 7) glaubt, Nervenfasern in den Papillen gesehen zu haben, ist aber dessen, wie HEATH, nicht ganz sicher.

Über die Histogenese der Papillen liegen nur spärliche Angaben vor. In kleinen »papillae-like elevations» der Epidermis propria glaubt HEATH (1911, p. 32) wiederholt »the origin of these organs» wahrgenommen zu haben und nimmt an, dass HEUSCHERS Figuren (1892, Taf. XX, Fig. 2) dasselbe zeigen. NIERSTRASZ (1902, p. 7) beschreibt die Bildung der Endanschwellungen selbst auf den Papillenstielen. Nach ihm treten die Papillenanschwellungen (»the papillae») erst auf, nachdem sich die Papillenstiele in ihrer ganzen Länge ausgebildet haben. Dabei entsteht eine kleine Anschwellung, die allmählich wächst. Gleichzeitig treten im Cytoplasma der Zellen Vakuolen (»openings») auf, die, wenn die Papillenanschwellung fertig ist, so stark gewachsen sind, dass das Plasma und die Kerne an die Wände der Papillenanschwellung gedrängt sind, ausgenommen eine Anzahl Plasmastränge, welche »traverse the vesicle in a threadlike shape». Schliesslich »the vesicles break through the cuticle and open».

Fraglich bleibt jedoch, wie sich die Epidermispapillen im Verhältnis zur Cuticula ausbilden, ob sie selbständig in dieser aufwachsen, oder ob das Wachstum der Papillen und der Cuticula synchron stattfindet. Das letztere nimmt WIRÉN (1892:2, p. 21) an. Nach ihm erfolgt nämlich die Papillenentwicklung in der Weise, dass einige Epidermiszellen aufquellen und ihre Fähigkeit zur Bildung von Cuticula verlieren. Da nach WIRÉN das Dickenwachstum der Cuticula durch die Tätigkeit der gewöhnlichen Epidermiszellen erfolgt und diese Tätigkeit um so intensiver ist, je weiter sich die Zellen von den erstgenannten Zellen befinden, muss das Ergebnis eine in die Cuticula aufragende Papille sein. Obgleich diese Erklärung nicht durch direkte Beobachtungen gestützt wird, erscheint sie als die einzig mögliche, denn man kann sich schwer denken, dass die langen und schmalen Epidermispapillen imstande sein sollten, durch die mächtige Cuticula zu dringen. Mit WIRÉNS Annahme scheint mir indes NIERSTRASZ' soeben erwähnte Beobachtung, dass sich die Papillenanschwellungen erst nach Ausbildung des ganzen Papillenstiels entwickeln, schlecht übereinzustimmen. Wahrscheinlich gibt es eine andere Erklärung des von NIERSTRASZ beobachteten Phänomens, weshalb dieses erneut untersucht werden sollte.

Bei so vielen dunklen Punkten im Bau der Epidermispapillen kann es nicht verwundern, dass sich die Frage ihrer Funktion als sehr schwer lösbar erwiesen hat. Viele Vorschläge sind gemacht worden, aber noch

muss man mit HEATH (1911, p. 166) konstatieren, dass man es mit Organen »of problematical significance» zu tun hat.

Nach KOWALEVSKY & MARION (1887, p. 31) sowie HEUSCHER (1892, p. 481) haben die Papillen die Bedeutung, die Cuticula zu bilden, was so zugehen soll, dass sie ihren Inhalt auf oder in der äussersten Schicht der alten Cuticularsubstanz entleeren. Diese Ansicht ist sicher unrichtig, vor allem weil die Cuticula nach übereinstimmenden Angaben aller anderen Forscher ausschliesslich durch die Tätigkeit der gewöhnlichen Epidermiszellen gebildet wird. Annehmbare Argumente für ihre Auffassung haben die genannten Autoren nicht vorgebracht.

Wie oben erwähnt (p. 299), entsprechen nach WIRÉN die grossen Zellen in den Endanschwellungen der Papillen den Riesenzellen von *Chaetoderma*, und in Konsequenz dieser Auffassung nimmt er an (1892: 2, p. 24), dass die Drüsenzellen der Papillen erst als Bildungszellen für die Spicula fungieren, und dass sie sich, wenn sie diese Funktion erfüllt haben, passiv mit Exkretionsprodukten füllen. »Sie sollten also gewissermassen die bei den Neomeniden wahrscheinlich fehlenden eigentlichen Excretionsorgane ersetzen.»

Gegen WIRÉNs Behauptung, dass die Papillen etwas mit der Spiculumbildung zu tun haben, hat sich HEATH (1911, p. 31 und 166) mit grosser Entschiedenheit gewandt. Abgesehen davon, dass nichts eine solche Annahme stützt, liegen seiner Meinung nach Tatsachen vor, welche direkt gegen dieselbe sprechen, nämlich: 1. Es besteht keine Übereinstimmung zwischen der Anzahl der Papillen und der der Spicula, und bei den meisten Arten übertreffen die letzteren die Papillen bedeutend an Zahl. 2. In den Fällen, wo die Spicula ihre Verbindung mit der ursprünglichen Bildungszelle behalten, ist WIRÉNs Ansicht ganz unmöglich. 3. Bei seinen Beobachtungen über die erste Anlegung der Epidermispapillen (vgl. oben p. 302) konnte HEATH keinerlei Relation zu den Spicula finden.

Was das Exkretionsmoment in WIRÉNs Hypothese betrifft, muss man sagen, dass dieses niemals widerlegt worden ist, aber ebenso sicher ist, dass WIRÉN dasselbe in keiner Weise nachgewiesen hat. H. HOFFMANN (1929: 1, p. 27) macht indes darauf aufmerksam, dass HEATH bei einer Anzahl Arten grüngelbe Pigmentkörner in den Papillenzellen konstatiert hat (vgl. oben p. 301), und dass v. KNORRE in den Ästheten bei *Trachydermon cinereus* neben den Sinneszellen noch drüsenähnliche Zellen festgestellt hat, »deren Inhalt eine gelbliche Eigenfarbe zeigen dürfte und als Stoffwechselendprodukt oder lipoidfreies Abnutzungspigment angesehen werden kann». Aus diesem Grunde hält H. HOFFMANN es nicht für ausgeschlossen, dass die Epidermispapillen wie die Ästheten der Chitonen die Aufgabe einer Art Speicherniere haben.

Die meistverbreitete Ansicht über die Funktion der Epidermispapillen

war indes und scheint noch immer zu sein, dass sie eine Art Sinnesorgane sind (Hansen 1889, p. 7, Pruvot 1891, p. 736, Thiele 1894, p. 280, 1902: 1, p. 307, 309 und 1925, p. 3, Pelseneer 1903, p. 37, Nierstrasz 1908: 2, p. 247 sowie H. Hoffmann 1929: 1, p. 27). Die Gründe für diese Annahme sind: 1. Das Hinaufdringen der Papillen an die Oberflächenschicht der dicken und für die Durchlassung von Sinnesimpulsen wenig geeigneten Cuticula (Pruvot). 2. Die Ähnlichkeit der Papillen mit den Ästheten der Chitonen (Thiele und Pelseneer). 3. Die in einem Teil der Fälle konstatierten Fäden in den Papillenstielen, in denen man Nerven vermutet hat (Hansen). Im allgemeinen war man der Ansicht, dass die Annahme einer Sinnesfunktion eine gleichzeitige Drüsenfunktion nicht ausschliesst. Dazu ist der Bau zu deutlich glandulär.

Nur Wirén (1892: 2, p. 23) hat entschieden von der Ansicht Abstand genommen, dass die Epidermispapillen Sinnesorgane sind: »Wer hätte denn je ein unzweifelhaftes Tastorgan oder überhaupt ein Sinnesorgan gesehen, das hauptsächlich aus einigen grossen drüsenähnlichen oder blasenförmigen Zellen bestand, die alle Zeichen des Verfalls und Absterbens an sich trugen.» Auch der Nachweis von Nervenfasern in den Papillen oder die Annahme, dass die Empfindlichkeit des Integuments durch die Papillen gesteigert werde, weil die Cuticula über ihnen dünner wird, berechtigen nach Wirén nicht zu der Vermutung, dass die Papillen Sinnesorgane sind. Ja, nicht einmal ein eventueller Nachweis, dass die Papillen den Ästheten der Chitonen homolog sind, würde nach Wirén beweisen, dass sie Sinnesorgane sind. Dem allem stimmt Heath bei, obgleich er wohl der Forscher ist, der die meisten nervenähnlichen Fäden in den Papillenstielen gesehen hat und gern eine Homologie zwischen den Papillen und den Ästheten annimmt (1911, p. 28 und 37).

Die Cuticula wird oft als eine strukturlose, homogene Masse beschrieben, die bei *Chaetoderma* als geschmeidig und zähe angegeben wird (Wirén 1892 : 1, p. 30), in andern Fällen als mehr gallertig (Kowalevsky 1880, p. 190, Simroth 1892—94, p. 151). Wegen des Verhaltens der Cuticula zu Säuren und Kalilauge, »by both of which it is not visibly influenced», neigt Hubrecht (1881, p. 5) zu der Annahme, dass sie aus »a chitin-like substance» besteht. Wirén dagegen ist, weil die Cuticula etwas in Salpetersäure aufquillt und sich langsam, aber nie vollständig in Kalilauge löst (1892: 1, p. 30), der Meinung, dass sie aus zwei gleichmässig gemischten Stoffen, einem mehr resistenten und einem in Kalilauge löslichen besteht.

Man ist jetzt, wie oben erwähnt, allgemein der Ansicht, dass die Cuticula von den gewöhnlichen Epidermiszellen gebildet wird. Über die Art, wie diese Zellen wirksam sind, gehen die Meinungen indes auseinander. Während die meisten annehmen, dass sich die Cuticula durch Veränderung

(Cuticularisierung) des distalen Teils der Zellen bildet, behauptet HOLMGREN (1902, p. 18), dass sie im allgemeinen ein Absonderungsprodukt im eigentlichen Sinne des Wortes sei. Als Grund hierfür gibt er in erster Linie an, dass eine scharfe Grenze zwischen der Cuticula und den Epidermiszellen bestehe, was andere Forscher (z.B. PRUVOT 1891, p. 735 und WIRÉN 1892:1, p. 27) bestimmt in Abrede stellen.

Noch komplizierter wird die Frage der Cuticulabildung dadurch, dass HOLMGREN konstatiert zu haben glaubt (vgl. oben p. 298), dass gewisse Epidermiszellen eigentlich Flimmerzellen sind, »deren Cilien cutinisiert sind». Nach HOLMGREN wird also die Körpercuticula auf zwei verschiedene Weisen gebildet. Während die Hauptmasse der Cuticula ein Absonderungsprodukt der Epidermiszellen sei, nähmen zuweilen Cilien an der Bildung der Cuticula teil. Eine solche Uneinheitlichkeit der Cuticulabildung bei ein und demselben Integument erscheint mir indes sehr unwahrscheinlich. Vermutlich ist HOLMGREN hinsichtlich der selteneren Beobachtungen über die Mitwirkung der Cilien einem Irrtum verfallen.

In Übereinstimmung mit HOLMGREN bestreitet THIELE stets (z.B. 1894, p. 282), dass ein diffuser Übergang zwischen den Epidermiszellen und der Cuticula besteht. Da dies die einzige Stütze für die Ansicht ist, dass die Cuticula durch Cuticularisierung des distalen Teils der Epidermiszellen gebildet wird, muss man konstatieren, dass die Frage der Cuticulabildung noch bei weitem nicht gelöst ist.

Über die Form der K a l k s p i c u l a liegen ausserordentlich zahlreiche Angaben vor, die natürlich von grosser Bedeutung für die Diagnose sein können, aber für die Beurteilung allgemeiner Fragen einen recht begrenzten Wert haben. Hier sollen deshalb bloss wesentlichere Verhältnisse hervorgehoben werden.

Charakteristisch für die Chaetodermatiden und Lepidomeniiden sind solide, platte Spicula. Für die Proneomeniiden sind hohle, nadelförmige und für die Neomeniiden rinnenförmige Spicula besonders kennzeichnend.

Dieser Unterschied hinsichtlich der Spicula ist aber nicht streng durchgeführt. So findet man bei den Lepidomeniiden ausser den platten, soliden Spicula nadelförmige, ja sogar hohle Spicula (wie bei den Proneomeniiden), bei den Proneomeniiden solide, nadel- oder schuppenförmige (wie bei den Lepidomeniiden) neben den hohlen, nadelförmigen und bei den Neomeniiden platte Spicula (wie bei den Chaetodermatiden und Lepidomeniiden) und hohle, nadelförmige Spicula (wie bei den Proneomeniiden) neben den rinnenförmigen. Bei Neomeniiden und Proneomeniiden kommt auch eine Art hakenförmiger Spicula vor.

Hinsichtlich der Anordnung der Spicula ist folgendes zu bemerken: Bei den Solenogastren mit dünner Cuticula (Chaetodermatiden, Lepidomeniiden und einer Anzahl Neomeniiden) liegen die Spicula in einer Schicht,

und ihr distaler Teil ragt über die Cuticula hervor, bei den Solenogastren mit dicker Cuticula (den Pronecomeniiden und den übrigen Neomeniiden) sind sie in der Hauptsache in mehreren Schichten übereinander angeordnet und liegen tangential, so dass sie ganz in der Cuticula eingeschlossen sind.

Ausser diesen tangential angeordneten, hohlen, nadelförmigen Spicula kann man bei den Pronecomeniiden gleichartige Spicula bemerken, welche radiär orientiert sind (HEATH 1911, p. 31, THIELE 1913: 1, p. 53, 55, 57). Die erwähnten soliden, nadel- oder schuppenförmigen Spicula der Proneomeniiden haben ihren Platz an der Bauchrinne, die hakenförmigen an der Kloakenöffnung (NIERSTRASZ 1902, p. 2, THIELE 1913: 1, p. 55, 57).

Man nimmt allgemein an, dass ein Integument mit dünner Cuticula und nur einer Schicht von platten Stacheln (wie bei den Chaetodermatiden und Lepidomeniiden) primitiver ist als ein Integument mit dicker Cuticula, die von zahlreichen spitzen und hohlen Stacheln in vielen Schichten übereinander durchsetzt ist (wie bei den Proneomeniiden). Diese Annahme erscheint natürlich, teils weil der erste Typus im Vergleich mit dem zweiten einen einfacheren Bau repräsentiert, teils weil PRUVOT (1902, p. 10) bei einer Proneomeniidenart (*Rhopalomenia aglaopheniae*) beobachtet hat, dass das Tier in der Jugend nach der larvalen Metamorphose eine dünne Cuticula mit platten und soliden Spicula besitzt, später aber eine dicke Cuticula mit spitzen und hohlen Stacheln in vielen Schichten erhält.

Bezüglich der Bildung der Spicula sind die Ansichten geteilt. Die meisten behaupten, dass die Spicula von einer einzigen Zelle gebildet werden, die unter der Basis des Spiculums liegt oder diese becherförmig umfasst.

Bestimmte Angaben über eine mehrzellige Bildungsweise haben indes HUBRECHT und HEUSCHER für *Proneomenia sluiteri* und HEATH für die Tangentialspicula von *Proneomenia hawaiiensis* gemacht. Nach HUBRECHT (1881, p. 6) und HEUSCHER (1892, p. 480) ist die Spiculumbasis von einem mehrzelligen Becher umgeben, in dem alle Zellen gleichwertig sind. Dieser Becher liegt mehr oder weniger weit aussen in der Cuticula und ist mit der Epidermis propria durch einen zellularen Strang verbunden. Aus HUBRECHTs Abbildungen geht hervor, dass er seine Beobachtungen an radiär gerichteten Spicula gemacht hat. Nach den Bildern von HEUSCHER scheint es, als würden sowohl die Tangential- als die Radiärspicula auf diese Weise gebildet.

THIELE, der stets sehr energisch für eine einzellige Bildungsart eingetreten ist (z.B. 1902: 1, p. 262), hat die Präparate von HUBRECHT und HEUSCHER einer erneuten Prüfung unterzogen und dabei die Überzeugung von der Richtigkeit der Angaben dieser Autoren betreffs der Zahl der Zellen gewonnen. Jedoch glaubt er gleichzeitig, auf dem Boden des Bechers einen

besonderen Zellkern bemerkt zu haben, und hält es deshalb für wahrscheinlich, »dass dieser Kern mit der dazu gehörenden Zelle allein den Stachel erzeugt».

Nach HEATH (1911, p. 28) werden die Tangentialspicula bei den Proneomeniiden von mehreren Zellen gebildet, aber in viel komplizierterer Weise, als HUBRECHT und HEUSCHER angeben. Die Ergebnisse von HEATH sind im wesentlichen folgende:

Unter der Basis junger Tangentialspicula befindet sich teils eine grössere Zelle, »the basal cell», die HEATH auf Grund ihrer cytologischen Eigenschaften mit der bei der Spiculumbildung gewöhnlichen kalkabsondernden Zelle identifiziert, teils 7 oder 8 Zellen, »slender in form, indistinct in outline, with dense nuclei and attenuated bases». Diese umgeben die Basalzelle und gehen distal in eine das Spiculum umgebende »delicate cuticular sheath» über, »whose reaction to the ordinary stains indicates a composition unlike the material in which the spicules are imbedded», und welche, wie HEATH annimmt, von diesen Zellen gebildet wird.

Ferner findet sich nach HEATH eine Zelle zwischen der kalkabscheidenden Basalzelle und der Spiculumbasis. Anfangs scheint diese Zelle mit den tieferen Teilen der Epidermis durch einen Stiel auf der einen Seite der kalkabsondernden Zelle verbunden zu sein, später aber verschwindet diese Verbindung, und die Zelle legt sich dicht an die Spiculumbasis. Diese Zelle ist nach HEATH »responsible for the formation of the spicule sheath immediately above it». Anfangs ist die Cuticula über derselben gleichmässig dick, und dabei soll der Kalk, der von »the basal cell proper» abgeschieden wird, »the spicule sheath» ganz ausfüllen, aber allmählich erfolgt eine »minute knoblike elevation» im basalen Teil der Spiculumscheide, wodurch die Kalklieferung an den zentralen Teil des Spiculums unmöglich gemacht werde. Hierdurch erkläre sich der zentrale Hohlraum des Spiculums.

Dieselbe Art der Spiculumbildung behauptet HEATH bei nicht weniger als sieben andern Proneomeniiden und zwei Neomeniiden festgestellt zu haben.

Wie sorgfältig ausgeführt die Untersuchungen von HEATH auch zu sein scheinen, so weisen sie doch meines Erachtens mehrere dunkle Punkte auf. Einer von diesen ist, dass die Tangential- und Radiärspicula, die sich allem Anschein nach bloss durch ihre Lage in der Cuticula voneinander unterscheiden, aber sonst dasselbe Aussehen und den gleichen Bau haben, in wesentlich verschiedener Weise gebildet werden sollen. Während die ersteren nach HEATH einen recht komplizierten Bildungsapparat haben, werden die letzteren (gleichfalls nach HEATH) von einer einzigen Zelle gebildet. Diese Verschiedenheit wäre nur verständlich, wenn auch die Radiär- und Tangentialspicula einen wesentlich verschiedenen

Bau hätten, wenn z.B. nur die Tangentialspicula hohl, die Radiärspicula dagegen solid wären. Nach allen mir zugänglichen Beschreibungen zu urteilen, besteht indes ein solcher Unterschied nicht. Unter solchen Umständen muss der Hohlraum der Radiärspicula eine für HEATH sehr beschwerliche Tatsache sein, da er ja den Hohlraum der Tangentialspicula mit dem Vorhandensein einer besonderen Zelle erklärt. Ein anderer dunkler Punkt ist, weshalb nur die Tangentialspicula zu ihrer Bildung einer besonderen, das Spiculum umgebenden Spiculumscheide mit zugehörigen 7 oder 8 Bildungszellen bedürfen sollen während sich alle andern Spicula ohne diesen Apparat bilden können.

Dass eine rein einzellige Entstehungsart nicht bloss vorkommt, sondern auch die gewöhnliche ist, scheint durch eine Reihe deutlicher Beobachtungen sichergestellt zu sein. Was bei einer künftigen Untersuchung von besonderem Interesse sein muss, ist deshalb die Bildung der hohlen, nadelförmigen Spicula der Proneomeniiden. Obgleich diese am eingehendsten studiert worden ist, erscheint sie doch noch immer sehr unsicher.

Noch ein weiterer Umstand bei der Spiculumbildung erfordert unsere Aufmerksamkeit. Während keiner der eigentlichen Solenogastrenforscher die Spiculumbildung anders als eine ganz und gar extrazellulare Erscheinung behandelt hat, ist WOODLAND (1907, p. 49) bei allgemeineren Untersuchungen über die Spiculumbildung im Tierreich zu dem Ergebnis gekommen, dass sich die Spicula bei zwei Solenogastren (*Rhopalomenia aglaopheniae* und *Nematomenia banyulensis*) zuerst in einer einzigen Zelle bilden. Allmählich durchbricht das Spiculum nach WOODLAND die Wand der Bildungszelle, worauf es dank der Tätigkeit dieser Zelle sein Wachstum ausserhalb derselben fortsetzt. Dabei umgibt die Bildungszelle die Spiculumbasis becherförmig. Es ist zu verwundern, dass die Solenogastrenforscher diese ganz alleinstehende Beobachtung nicht kontrolliert haben — mag dies nun auf Schwierigkeiten des Materials oder darauf beruhen, dass WOODLANDS Untersuchungen ihrer Beachtung entgangen sind.

B. Die Bauchfurche der Neomenioideen.

Wenn man von der Frage des Homologons der Bauchfurche bei andern Mollusken absieht (welche im zweiten Teil dieser Arbeit behandelt wird), hat die Bauchfurche (»Flimmerrinne» THIELE, »pedal groove» HEATH, »sillon pédieux» PRUVOT und PELSENEER) bedeutend weniger Schwierigkeiten bei Deutung der Einzelheiten bereitet als das spiculatragende Integument.

Vorn beginnt die Bauchfurche unmittelbar hinter dem Eingang zum Darmkanal, und nach hinten verläuft sie bis zur Kloake, mit der sie in den meisten Fällen kommuniziert. THIELES Behauptung (1902: 1, p. 298),

dass die Bauchfurche in der Regel nicht mit der Kloake zusammenhängt, ist offenbar unrichtig (vgl. NIERSTRASZ 1908: 2, p. 250 und HEATH 1911, p. 26).

Immer scheint die Bauchfurche in ihrem vordersten Teil erweitert und zu einer sog. Flimmerhöhle vertieft zu sein (»Bauchgrube» THIELE, »semicircular groove» HEATH, »fossette pédieuse» PRUVOT), die gewöhnlich als zweilappig beschrieben wird, weil eine zapfenartige Partie vom Dach herabragt. Meist enthält der ganze übrige Teil der Bauchfurche eine einfache Falte, die Bauchfalte (»foot» HEATH, »pied» PRUVOT, »saillie pédieuse» PELSENEER). In mehreren Fällen ist diese Falte indes auf jeder Seite von einer Falte begleitet (wobei man die mittlere Falte als »Hauptfalte» bezeichnet), und bei den Neomeniiden finden sich oft mehrere längsverlaufende und, wie es scheint, gleichwertige Falten (bei *Neomenia carinata* z.B. 9; vgl. WIRÉN 1892: 2, p. 27). Bei den Lepidomeniiden andererseits sind die Bauchfurche und die Bauchfalte oft sehr schwach ausgebildet. So kann z.B., wie bei *Nematomenia* (PRUVOT 1891, Taf. XXVIII, Fig. 22, 25, 26 und 32), die Bauchfurche nur schwach erkennbar sein und die Bauchfalte ganz fehlen.

Nach THIELE (1902: 1, p. 276) sind zahlreiche Falten in der Bauchfurche ein ursprünglicherer Zug als wenige Falten — eine Annahme, für die er jedoch, soweit ich finden kann, keinerlei Belege beigebracht hat. Indes halte ich es nicht für ganz undenkbar, dass man durch sorgfältige histologische Studien und natürlich vor allem durch ontogenetische Beobachtungen zu einer einigermassen sicheren Beurteilung dieser Frage gelangen könnte.

Auch bei den Chaetodermatiden, bei denen jede äussere Spur einer Bauchfurche fehlt, nimmt man jetzt allgemein an, dass sie eine solche gehabt haben. Die Beweise hierfür erblickt HEATH (1905, p. 705, und 1911, p. 26) darin, dass der Hautmuskelschlauch bei den Chaetodermatiden wie bei den Neomenioideen ventral unterbrochen ist, dass die Längsmuskulatur zu beiden Seiten der ventralen Mittellinie verdickt ist, und dass *Limifossor* »a well-developed pedal sinus in the head region» besitzt.

Das Epithel der Bauchfurche wird allgemein schlechthin als ein Flimmerepithel beschrieben. In einem Fall, nämlich bei *Nematomenia (Myzomenia) banyulensis*, liegt indes eine andere Angabe vor. Nach THIELE (1894, p. 274) sind die Zellen hier »von einer deutlichen Cuticularschicht» bedeckt, »die nur durch geringere Stärke von der übrigen verschieden und eine kontinuirliche Fortsetzung derselben ist» — »auf dieser Cuticula stehen die Cilien». Da diese Angabe an und für sich sehr eigentümlich klingt, bedürfen die Verhältnisse bei *Nematomenia* einer bedeutend eingehenderen Untersuchung als bisher.

In der Flimmerhöhle und in den Winkeln auf beiden Seiten der Falte

in der Bauchfurche mündet eine grosse Schleimdrüsenmasse, die hauptsächlich im Innern des Körpers liegt, aber aus histogenetischen Gründen zum Integument gerechnet werden muss. Topographisch unterscheidet HUBRECHT (1881, p. 15) bei *Proneomenia sluiteri* in dieser eine vordere Drüse (»anterior foot-gland»), welche den grösseren Teil des Raumes zwischen dem Vorderdarm und der Leibeswand ausfüllt, sowie eine hintere (»posterior foot-gland»), welche zwei parallele Stränge oberhalb und etwas lateral der Bauchfurche bildet. Dieser Einteilung haben sich dann die übrigen Forscher im allgemeinen angeschlossen.

Auch der histologische Bau dieser Drüsen ist in wesentlichen Beziehungen richtig von HUBRECHT beschrieben worden, wie sorgfältige Untersuchungen späterer Forscher, in erster Linie von WIRÉN (1892: 2, p. 29, 30) und HEATH (1911, p. 27), ergeben haben. Danach besteht das Gewebe aus zu Lappen oder Paketen zusammengebackenen birnenförmigen Drüsenzellen, die je für sich mit einem langen Stiel (Ausführungsgang) zwischen den Flimmerzellen in die Bauchfurche münden. Sie haben also deutlich den Charakter eingesenkter Drüsenzellen.

Während HUBRECHT angibt, dass er keine merkliche histologische Verschiedenheit zwischen dem vorderen und hinteren Teil der Drüsenmasse entdecken konnte, hat WIRÉN beim Studium von *Neomenia* aus histologischen Gründen zwischen einer »vorderen» und einer »hinteren Bauchdrüse» unterschieden, die in der Hauptsache mit HUBRECHTS beiden Abteilungen zusammenfallen. (WIRÉNS »hintere Bauchdrüse» greift etwas in HUBRECHTS »anterior foot-gland» über.) Die Zellen der »vorderen Bauchdrüse» sind nach WIRÉN gross, scheiden ein homogenes, wahrscheinlich »leichtfliessendes» Sekret ab und münden mit relativ weiten Ausführungsgängen zwischen den Flimmerzellen. Die Zellen der »hinteren Bauchdrüse» sind kleiner, haben feinere Ausführgänge zwischen den Flimmerzellen und sondern ein Sekret ab, das in der Bauchfurche in Gestalt langer Fäden beobachtet werden konnte.

Bei Untersuchung einer grossen Anzahl Arten konnte HEATH (1911 und 1918) im allgemeinen keinen Unterschied in Bau und Tätigkeit zwischen dem vorderen und dem hinteren Drüsenteil feststellen. Höchstens sind die Zellen im hinteren Drüsenteil etwas kleiner und weniger zahlreich. Nur in einem Fall, nämlich bei der Lepidomeniide *Ichthyomenia porosa* (1911, p. 160), glaubt HEATH wie WIRÉN verschiedenes Sekret konstatiert zu haben. Während die Zellen im vorderen Drüsenteil mit »a uniformly granular, lightly staining secretion that after its escape appears as a viscous, darkly staining substance» gefüllt sind, enthalten die Zellen des hinteren Drüsenteils »a darkly staining, finely granular secretion clearly distinguished from that of the foregoing group .

Diese von WIRÉN und HEATH gefundenen Verschiedenheiten zwischen

dem vorderen und hinteren Teil der Bauchdrüse scheinen mir jedoch nicht deutlich zu zeigen, dass ein wesentlicher Unterschied zwischen ihnen besteht. Die von WIRÉN beobachteten Differenzen in Grösse und Mündungsweite der Zellen scheinen mir kaum Beachtung zu verdienen, da es sich ja doch um Zellen handelt, welche dieselbe charakteristische Form und Anordnung haben, und die von WIRÉN und HEATH konstatierten Verschiedenheiten des Sekrets scheinen von solcher Art zu sein, dass sie ebensogut als verschiedene Zustände ein und desselben Sekrets wie als verschiedene Sekretarten gedeutet werden können.

Auch NIERSTRASZ (1902) spricht immer (p. 8, 12, 15, 19, 26, 34) von den Zellen der »vorderen» und der »hinteren Bauchdrüse» im Sinne WIRÉNS. Seine Angaben über die Verteilung dieser Zellen sind jedoch derart, dass sie mir fast mit Sicherheit dafür zu sprechen scheinen, dass es sich um ein und dieselbe Drüse handelt, deren Zellen sich in verschiedenen Arbeitszuständen befinden. Bei *Proparamenia* und *Hemimenia* z.B. fand er, dass die »hintere Bauchdrüse» besonders stark um die Flimmerhöhle entwickelt ist, also an der Stelle, die sonst (wenigstens hauptsächlich) von der »vorderen Bauchdrüse» eingenommen wird, und bei *Dinomenia* beobachtete er, dass die Zellen der »vorderen» und der »hinteren Bauchdrüse» durcheinander gemischt waren.

Hier sind also deutlichere Beobachtungen erforderlich, bevor eine Einteilung in zwei Arten von Drüsen als berechtigt angesehen werden kann

Durch das Studium lebender Tiere (*Pruvotina impexa*) hat sich PRUVOT (1891, p. 737) eine Auffassung von der Funktion der jetzt behandelten Organe gebildet. Er stellte folgendes fest: 1. Ein Tier in Bewegung hinterlässt »des traînées filamenteuses». 2. Ein Tier, das er aus einem Gefäss zu schütteln versuchte, blieb mit einem dünnen Schleimfaden an der Glaswand hängen, der von der Bauchrinne ausging und sich bis zur Flimmerhöhle verfolgen liess. 3. Bisweilen kann man sehen, wie das Tier die Flimmerhöhle ausstülpt und sie gegen die Unterlage drückt, wie um einen Schleimtropfen zu befestigen, bevor es sich wieder in Bewegung setzt. Auf Grund dieser Beobachtungen nimmt PRUVOT an, dass die Solenogastren »quelque chose d'assez comparable, proportions gardées, à la formation et à la fixation des filaments du byssus chez la Moule» haben.

Nach THIELE (1925, p. 4) dürfte die Bauchfurche mit ihren Cilien und Drüsen das hauptsächlichste Bewegungsorgan vieler Arten sein, da sie nach ihm infolge ihrer starken Cuticula und der eingelagerten Kalkkörper sehr steif und unbeweglich sein müssen. Diese Annahme erscheint mir nicht unnatürlich, aber da man nicht sagen kann, dass sie sicher begründet ist, ist es wünschenswert, dass man bei weiterer Forschung die Aufmerksamkeit auf dieses Problem richtet.

Natürlich erscheint auch die gewöhnliche Ansicht, dass die Bauchfurche neben einer mehr speziellen Funktion auch eine respiratorische Aufgabe hat. Dies wird besonders der Fall sein, wenn (wie bei den Proneomeniiden) der Körper im übrigen von einer sehr dicken Cuticula bekleidet ist und besondere Kiemen fehlen.

Odhners Behauptung (1921, p. 71), »that the pedal gland serves as the excretory organ of the Solenogastres», ist rein hypothetisch. Seine Annahme, dass die birnenförmigen Zellen der Bauchdrüse und die Terminalorgane der Protonephridien homolog sind, kann unmöglich richtig sein.

C. Der Mundschild der Chaetodermatiden.

Der Mundschild der Chaetodermatiden bildet typisch eine einheitliche Platte in unmittelbarer Nähe des Mundes. Nach Wirén, der seine Beobachtungen an lebenden Exemplaren von *Chaetoderma nitidulum* machte (1892: 1), hat der Mundschild am Vorderrand einen sagittalen Einschnitt, in dem der Mund liegt. Die Lage des Mundschilds bei *Chaetoderma nitidulum* muss also als postoral bezeichnet werden. Aus Wirén's Abbildungen (Taf. I, Fig. 3 und 4) geht hervor, dass die Ränder des Einschnitts bisweilen so dicht vor dem Mund zusammenschliessen, dass es aussieht, als sei der Mundschild von diesem durchbohrt (Fig. 4); bei andern Gelegenheiten dagegen weichen sie auseinander, so dass man deutlich erkennt, dass die Mundöffnung bloss in den vorderen Teil des Mundschildes eingesenkt ist (Fig. 3). Andere Forscher haben den Sachverhalt bald kurz auf die eine, bald auf die andere Weise beschrieben. In den Fällen, wo der Mund den Mundschild zu durchbohren schien, haben sie nicht Stellung dazu genommen, worauf dies beruht, und wie das Ganze eigentlich morphologisch zusammenhängt. Deshalb ist es wahrscheinlich, dass die von Wirén geschilderten Verhältnisse gewöhnlicher sind, als im allgemeinen aus den Beschreibungen hervorgeht.

Genauere histologische Angaben finden wir nur bei Wirén (1892: 1, p. 34), Heath (1911, p. 50; 1918, p. 196) sowie über den Bau und die Bildungsweise der Cuticula bei Holmgren (1902, p. 15).

Nach Wirén besteht das Epithel des Mundschilds bei *Chaetoderma nitidulum* »aus einer einzigen Lage prismatischer und dichtgedrängter, übrigens aber den eigentlichen Epithelzellen der anderen Hautstellen ähnlicher Zellen». Ferner gibt er an, dass die »gerundeten Zellen» (vgl. oben p. 299) des gewöhnlichen Körperepithels fehlen, dass die Cuticula dick und auf der Oberfläche glatt ist, dass zahlreiche »Nervenfibrillen», die von den Buccalganglien ausgehen, zwischen die Epithelzellen eindringen und bisweilen fast bis zur freien Fläche der Cuticula verfolgt werden

können. Bezüglich der Innervationsangabe ist zu bemerken, dass WIRÉN mit »Buccalganglien» nicht Buccalganglien in dem jetzt üblichen Sinne (= »Schlundganglien» WIRÉN) meint, sondern was man heute Präcerebralganglien nennt (vgl. WIRÉN 1892:1, p. 21). Aus WIRÉNs Abbildung (Taf. V, Fig. 5) geht hervor, dass Spicula in der Cuticula fehlen.

HEATH hat, vor allem durch Untersuchungen von *Chaetoderma hawaiiense* und *Chaetoderma vadorum*, die Beschreibung WIRÉNs nicht unwesentlich ergänzt. Nach HEATH besteht das Epithel aus zwei Arten von Zellen, welche gleich hoch sind, aber sich dadurch voneinander unterscheiden, dass die eine Art dicker ist und einen weniger dichten Kern besitzt, während die andere schlanker ist und einen dichteren Kern hat. Die letzteren Zellen, welche besonders reichlich vorkommen, fasst HEATH als Sinneszellen auf. Ferner hat er Ganglienzellen in grosser Anzahl unmittelbar nach innen vom Epithel des Mundschilds beobachtet, die auf der einen Seite mit Nerven von »great accumulations of ganglion cells in contact with the brain in the Chaetodermatidae» in Verbindung stehen, auf der andern Fasern zum Mundschild entsenden. Endlich stellte HEATH auch Drüsenzellen fest, die auf der ganzen Strecke vom Mundschild bis zu den Präcerebralganglien in Lappen angeordnet sind und mit langen Gängen auf den Rändern des Mundschilds oder unmittelbar seitlich von diesem münden. Diese Drüsenzellen färben sich stark mit Hämatoxylin.

Hinsichtlich der Bildung der Cuticula nimmt WIRÉN (p. 35) eine Cuticularisierung der äusseren Teile der Epithelzellen an, und HEATH ist vermutlich derselben Ansicht, da er angibt, dass die Grenze zwischen der Cuticula und den Epithelzellen nicht scharf sei. Nach HOLMGREN dagegen ist diese Grenze scharf, und er meint, dass die Cuticula aus cuticularisierten und miteinander verklebten Cilien besteht. Die Gründe hierfür sind nach ihm ausser der scharfen Grenzlinie zwischen Cuticula und Epidermis das Vorhandensein einer vertikal fibrillären Struktur der Epidermiszellen, eine Reihe Körnchen im distalen Teil der letzteren sowie endlich eine vertikale Streifung der Cuticula selbst. Diese Konstellation von Strukturen führt HOLMGREN sehr natürlich auf Cilienwurzeln — Basalkörper — Cilien zurück und behauptet sogar, gesehen zu haben, dass die Fibrillen in den Epithelzellen und die in der Cuticula je nach ihrer Richtung von den Körnchen ausgehen.

Nach HOLMGREN kann man in der Mundschildcuticula auch eine äussere, dünne, strukturlose Schicht unterscheiden, die er für »ein wahres Absonderungsproduct» hält. Diese Annahme erscheint jedoch ziemlich unwahrscheinlich. Sie setzt nämlich entweder voraus, dass die dünne und sehr exponierte Aussenschicht bei einem adulten Tier lange unzerstört geblieben ist, oder auch, dass eine Neubildung derselben durch die dar-

unter liegende mächtige Cuticulaschicht stattfinden kann. Wahrscheinlich ist sie deshalb in ganz anderer Weise entstanden, als HOLMGREN annimmt.

Dass der Mundschild ein Sinnesorgan ist, und zwar wohl ein Tastwerkzeug, muss nach dem von WIRÉN und HEATH konstatierten Reichtum an nervösen Elementen als eine natürliche Annahme angesehen werden.

Nach THIELE (1894, p. 287) ist der Mundschild der Chaetodermatiden dem sog. Cirrenapparat der Neomenioideen homolog, d.h. dem sensiblen Teil eines Hohlraums, des sog. Atriums, der mehr oder weniger eng an den Vorderdarm angeschlossen ist. Bei der Mehrzahl der Neomenioideen mündet der Vorderdarm im Dach des Atriums hinter dem Cirrenapparat, bei einigen dagegen selbständig hinter dem Eingang des Atriums. Früher hielt man das Atrium für einen wirklichen Vorderdarmteil. Jetzt scheint man sich aber allgemein THIELES Ansicht (1894, p. 286 und 1902: 1, p. 308) angeschlossen zu haben, dass das Atrium eine selbständige ektodermale Einstülpung ist, mit welcher der Vorderdarm sekundär in Verbindung getreten ist.

Der Cirrenapparat des Atriums scheint ein sehr uniformes Gebilde zu sein. Er besteht in einem sichelförmigen Feld mit kaudal gerichteten Spitzen. Das Feld ist mit fingerlingförmigen Ausläufern, den sog. Cirren, besetzt und von zwei Leisten, den sog. Mundleisten, umgeben. Die Cirren sind immer cilienlos und die Mundleisten mit Cilien versehen. Unter den Cirren und den Mundleisten liegen reichlich Ganglienzellen, die auf der einen Seite mit präcerebralen Ganglien oder, wo solche fehlen, mit den Cerebralganglien selbst in Verbindung stehen, auf der andern Nervenfasern sowohl zu den Mundleisten als zu den Cirren entsenden.

Die Gründe für THIELES Annahme, dass der Cirrenapparat und der Mundschild homolog sind, liegen offen zutage. Sie bestehen darin, dass beide Bildungen unzweideutige Sinnesorgane in unmittelbarer Nähe des Mundes sind, und dass es so aussieht, als sei die Innervation dieselbe.

Diese Homologisierung ist jedoch durchaus nicht sicher. Später hat nämlich THIELE selbst (1902: 1, p. 273) bei einer Nachprüfung von WIRÉNS Untersuchungen von *Chaetoderma nitidulum* konstatieren zu können geglaubt, dass der Mundschild von »Gehirnlappen» innerviert wird, die »sicher» den vorderen Anschwellungen der lateralen Nervenstämme entsprächen, und hieraus zieht er den Schluss, dass der Mundschild vielmehr der Umgebung des Atriums (= einem Teil des spiculatragenden Integuments) homolog sei. Eine Stütze für die Annahme, dass diese »Gehirnlappen» keine Teile des gewöhnlichen Solenogastrengehirns (= des oberen Schlundganglienpaares) sind, sondern zu den lateralen Nervenstämmen gehören, liefert THIELE jedoch nicht. (Wie so oft bei ihm müssen wir statt wirklicher Argumente mit seiner persönlichen Versicherung vorliebnehmen.) Eigentümlich ist auch, dass HEATH, welcher noch später (1911,

p. 50 und 1918, p. 197) den Mundschild und seine Innervation studiert hat, die Ganglien, von denen die Nerven nach dem Mundschild ausgehen, fortfahrend als wirkliche Präcerebralganglien betrachtet und demgemäss die Ansicht ausspricht, es sei »little doubt that the buccal plate and sensory atrium are homologous» (1911, p. 167).

Neue, eingehende Untersuchungen über das Homologon des Mundschilds bei den Neomenioideen sind deshalb sehr wünschenswert. Gegenwärtig scheint von THIELES beiden Annahmen die eine nicht sicherer zu sein als die andere, was auch bedeutet, dass die Entsprechung des Mundschilds bei den Neomenioideen eine ganz andere sein kann als die, an welche THIELE und HEATH überhaupt gedacht haben.

II. Das Integument von Proneomenia antarctica.

Das Material der vorliegenden Untersuchung besteht in zwei Exemplaren von *Proneomenia antarctica* Thiele, die von der Schwedischen Südpolarexpedition 1901—1902 in Sublimat fixiert mitgebracht wurden. Als ich das Material erhielt, hatte Prof. Wirén bereits verschiedene Schnittserien von beiden Exemplaren anfertigen lassen, welche in Ehrlichs Hämatoxylin und Eosin gefärbt worden waren. Von den übrigen Teilen waren ausserdem hier und da kleinere Stücke des Integuments zwecks Herstellung von Spiculapräparaten fortgeschnitten worden. Vor dem Schneiden hatte Wirén die Zeichnungen des Tieres machen lassen, die auf Fig. 1 wiedergegeben sind. Von den übriggebliebenen Resten liess ich teils sehr dicke Schnitte (20—40 μ) aus nicht entkalktem Material für das Studium der Spicula in ihrer wirklichen Lage anfertigen, teils Schnitte von entkalktem Material für gewöhnliche histologische Zwecke. Die ersteren wurden ungefärbt untersucht, die letzteren nach Silberimprägnierung, Färbung mit Ehrlichs Hämatoxylin und Eosin oder mit Heidenhains Eisenhämatoxylin und Pikrofuchsin.

Unsere bisherige Kenntnis des Tieres gründet sich ausschliesslich auf die Beschreibung des Autors (1913: 1, p. 57). Diese stützt sich auf die Untersuchung eines einzigen, relativ kleinen Exemplars, das von der Deutschen Südpolarexpedition 1901—1903 mitgebracht wurde, und hat kaum mehr als diagnostischen Wert.

Vor Mitteilung der histologischen Untersuchungen beschreibe ich das Äussere des Tieres. Dies ist nicht nur deshalb berechtigt, weil die Oberfläche des Integuments zum Äusseren gehört, sondern auch, weil sich herausgestellt hat, dass das Integument in mehreren Beziehungen formbildende Bedeutung hat.

A. Das Äussere des Tieres.

Aus Wirén's Zeichnungen (Fig. 1) sowie aus den Schnitten und den ungeschnittenen Teilen geht hervor, dass das eine Exemplar eine Länge von 92 mm sowie eine Breite und Höhe von 4 mm hatte, während das andere 53 mm lang, 3,75 mm breit und 4 mm hoch war. Da das von Thiele untersuchte Tier nur 30 mm lang war und einen Durchmesser von 2,5 mm hatte, wird es also an Grösse erheblich von den Exemplaren der Schwedischen Südpolarexpedition übertroffen. Mit einer nun konsta-

Fig. 1. *Proneomenia antarctica.* Das Äussere des Tieres. *A* und *B* die beiden untersuchten Exemplare, *C* und *D* die Vorderenden von unten, *E* und *F* die Hinterenden von oben, *G* das Hinterende des grösseren Exemplars von unten. *A* und *B* 2 x, *C*, *D*, *E*, *F* und *G* 4 x.

tierten Länge von nahezu 1 dm rückt auch *Proneomenia antarctica* unter die Riesenformen der Solenogastren auf.

Der Körper ist im Querschnitt rundlich. Während das grössere Exemplar in der mittleren Region des Körpers unbedeutend dicker ist als in seinem vorderen und hinteren Teil, zeigt das kleinere eine ziemlich erhebliche Verdickung in einem Gebiet etwas vor der Körpermitte. Diese Verdickung ist jedoch wahrscheinlich kein konstantes Merkmal. Die Massverhältnisse der beiden Exemplare zeigen nämlich, dass die Tiere verschieden kontrahiert waren. Während das Verhältnis zwischen Breite und Länge bei dem grösseren Tier bloss 1: 23 beträgt, ist es bei dem kleineren ungefähr 1: 14.

Deshalb kann man damit rechnen, dass die erwähnte Verdickung durch einen zufälligen Arbeitszustand der Körpermuskulatur im Augenblicke des Todes bedingt ist. Hieraus geht auch hervor, dass die in den Artenbeschreibungen gewöhnlichen Angaben über das Verhältnis zwischen der Breite und Länge der Tiere einen sehr zweifelhaften Wert haben, wenn es sich um Tiere handelt, die keinen festen Hautpanzer besitzen.

Sowohl am Vorder- als am Hinterende weisen die beiden Exemplare dagegen Eigentümlichkeiten auf, welche konstante Formmerkmale sein dürften. Wie aus Fig. 1 hervorgeht, ist das Vorderende um das Atrium zu einem hufeisenförmigen Wulst ausgebildet. THIELE sagt nichts über dieses Gebilde, und seine Abbildung des Tieres (THIELE 1913: 1, Taf. IV, Fig. 11) ist zu primitiv ausgeführt, als dass man entscheiden könnte, ob dasselbe vorhanden war oder nicht. Wie später gezeigt werden wird, beruht dieser Wulst auf einer besonders starken Verdickung der gewöhnlichen Körpercuticula. Ferner haben die beiden Exemplare am Hinterende eine vordere kräftigere und eine hintere schwächere Einschnürung rings um den Körper. Bei Vergleichen mit Schnitten zeigt sich, dass die kräftigere Einschnürung zwischen dem Teil des Körpers, der die mächtige Schalendrüse einschliesst, und dem liegt, welcher die Kloake enthält. Die genannten inneren Organe rufen m. a. W. zwei unterscheidbare Ausbuchtungen am Hinterende des Tieres hervor.

Bei dem kleineren Exemplar ist nach WIRÉNs Zeichnungen der Vorderdarm ausgestülpt und als eine unregelmässige Scheibe in der Atriumöffnung sichtbar, und unmittelbar hinter der letzteren können wir die recht unansehnliche Mündung der Flimmergrube konstatieren. Bei dem grösseren Tier sind die Ränder des Atriums mehr geschlossen, und weder die eigentliche Mundöffnung noch die Flimmergrube treten hervor. Von der Flimmergrube setzt sich die Bauchfurche bis zur Kloake fort. Auch hinter der Kloake verläuft ventral eine Rinne, welche oberflächlich wie eine Fortsetzung der Bauchfurche aussieht. Mit der eigentlichen Bauchfurche hat diese Bildung jedoch natürlich nichts zu tun. Auf Schnitten sieht man, dass sie in einer einschnittförmigen Vertiefung in der mächtigen Cuticularsubstanz besteht. Nach hinten setzt sie sich bis in das äusserste Ende des Tieres fort, so dass das Hinterende des grösseren Exemplars geradezu etwas gespalten aussieht.

Am Hinterende des grösseren Tieres befinden sich drei deutliche, warzenförmige Erhebungen in der Mittellinie. Bei einem Vergleich mit Schnitten ergibt sich, dass jede von diesen ein dorsoterminales Sinnesorgan beherbergt. Offensichtlich sind die Warzen dadurch bedingt, dass die dorsoterminalen Sinnesorgane vorgeschoben werden können. Bei dem kleineren Exemplar ist dies nicht geschehen.

Auf den ungeschnittenen Resten der beiden Exemplare sowie auf

WIRÉNs Zeichnungen sieht man auch dorsal eine mediane Rinne fast längs des ganzen Tieres. Eine Untersuchung von Schnitten zeigt, dass diese Rinne wie der soeben erwähnte Einschnitt hinter der Kloakenöffnung ein ziemlich tiefer Schlitz in der Cuticula ist.

Die Farbe des in Sublimat fixierten und über 40 Jahre in Alkohol aufbewahrten Materials ist graubraun. Ohne jede Präparierung kann die Anordnung der Tangentialspicula in der Cuticula bei einigermassen starker Lupenvergrösserung wahrgenommen werden. Dieselben treten in zwei zueinander rechtwinkligen Systemen von parallelen Spicula auf. Auch die aus der Cuticula hervorragenden Spitzen der radiär gestellten Spicula können dabei hier und da dorsal und lateral sowie in grosser Menge längs den Rändern der Bauchfurche wahrgenommen werden.

Auch im übrigen ist die Oberfläche der Cuticula sehr uneben. Bei starker Lupenvergrösserung und geeigneter Beleuchtung (sehr schräges, auffallendes Licht der Projektionslampe) sieht man, dass die Unebenheit unter anderm durch kleine, tiefe, konische Gruben hervorgerufen wird. Bei einem Vergleich mit Schnitten ergibt sich, dass diese geöffnete Papillenanschwellungen sind.

B. Das spiculatragende Integument.

a. Epidermis propria.

In der Epidermis propria (Fig. 2), die einen einschichtigen Zellverband bildet, konnten drei verschiedene Arten von Zellen unterschieden werden: 1) die gewöhnlichen Epidermiszellen oder die cuticulabildenden Zellen, 2) die jungen Bildungszellen der Spicula, 3) die sog. Drüsenzellen der früheren Autoren.

Die gewöhnlichen Epidermiszellen (*cb*) sind hohe, schmale, gewöhnlich stundenglasförmige Zellen, die einen langgestreckten, relativ dichten Kern enthalten. Gegen die Cuticula ist keine scharfe Grenze erkennbar, sondern die Zellen gehen völlig kontinuierlich in diese über. Bisweilen sieht man, dass fertige Cuticularsubstanz auch das Plasma tief unten in den Zellen ersetzt, was natürlich ganz besonders die Ansicht stützt, dass die Cuticula durch Veränderung (Cuticularisierung) des distalen Teiles der Zellen entsteht. Dass es sich hier wirklich um Zellen handelt, die ursprünglich höher waren, scheint daraus hervorzugehen, dass die umgebenden Interzellularräume höher nach oben reichen als das Plasma.

Auf den mit Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin gefärbten Präparaten bemerkt man in grossem Umfang von Eisenhämatoxylin stark gefärbte Fibrillen in den cuticulabildenden Zellen. Dieselben erstrecken sich von der Basis der Zellen bis zur Cuticula und lassen sich bisweilen ein gutes Stück in diese hinein verfolgen. Diese Fibrillen scheinen von derselben

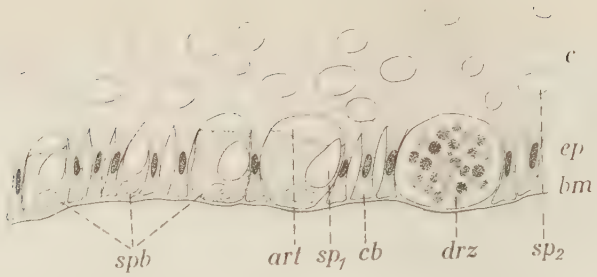

Fig. 2. *Proneomenia antarctica.* Der untere Teil des spiculatragenden Integumentes. *art* durch Schrumpfung entstandener Hohlraum, *bm* Basalmembran, *c* Cuticula, *cb* cuticulabildende Zelle, *drz* »Drüsenzelle», *ep* Epidermis propria, sp_1 intrazellulares Spiculum, sp_2 Tangentialspiculum, *spb* spiculumbildende Zelle. — Häm.-Eosin. 900 x.

Art zu sein wie die, welche JÄGERSTEN (1947, p. 560) in den Zellen des Schlundepithels bei *Protodrilus* beschrieben hat, und die seiner Ansicht nach die Aufgabe haben, Zerreissungen des Epithels zu verhindern, wenn dieses ausgedehnt wird. Das Bedürfnis einer derartigen Anordnung scheint mir auch in diesem Fall vorzuliegen. Man braucht bloss zu bedenken, dass sich das Epithel zwischen der Körpermuskulatur und einer mächtigen Cuticulahülle befindet, die einen bedeutenden Widerstand leisten muss, wenn die Körpermuskulatur in Funktion tritt. Den Dehnungen, denen das Epithel dabei ausgesetzt wird, würde es kaum widerstehen, wenn nicht spezielle haltbare Elemente in ihm ausgebildet wären.

Es erscheint mir nicht unwahrscheinlich, dass es diese Fibrillen waren, welche WIRÉNS und HOLMGRENS Beobachtungen einer fibrillären Struktur in den cuticulabildenden Zellen zugrunde lagen (vgl. oben p. 298).

Die Zellen, welche ich als junge Bildungszellen der Spicula gedeutet habe, sind im Vergleich mit den vorhergehenden ziemlich voluminös und ringsherum (also auch gegen die Cuticula) scharf begrenzt (*spb*). Ihr Kern ist relativ gross, schwach oval und im übrigen durch geringe Dichte sowie einen deutlichen Nucleolus charakterisiert. In der Regel liegt er mehr oder weniger im basalen Teil der Zelle. Fast alle Zellen zeigen Schrumpfung, die sich darin äussert, dass die Zelle den Kontakt mit der Cuticula verloren hat. Hierdurch entsteht ein linsenförmiger Hohlraum zwischen der Zelle und der Cuticula (*art*).

Sehr oft enthält das Plasma einen Hohlraum, den man leicht als eine Vakuole auffassen könnte (sp_1). Wegen seiner scharfen Begrenzung sowie seiner bestimmten Form und Lage scheint diese Deutung indes unrichtig zu sein. Der Hohlraum ist in vertikaler Richtung schwach in die Länge gezogen, hat innen gegen den Kern eine rundliche Form und ist nach aussen mehr oder weniger spitz. Oft sieht man, wie die Spitze in den

eben erwähnten, durch Schrumpfung entstandenen Hohlraum zwischen der Zelle und der Cuticula hinaufragt.

Dieses intrazellulare Gebilde habe ich als den Ort für ein junges, entkalktes Spiculum gedeutet. Dass dasselbe seine Form so gut beibehalten hat, beruht offenbar darauf, dass keine kalkauslösenden Mittel beim Fixieren verwendet wurden (erst unmittelbar vor dem Schneiden wurde das Material entkalkt), weshalb das sonst stark hervortretende Schrumpfungsphänomen hier ohne Effekt blieb. Diese Annahme wird dadurch gestützt, dass ich auf den dicken, ungefärbten Schnitten von nicht entkalktem Material kleine Kalkkörper mit derselben Form und Lage in grossen Zellen der Epidermis beobachten konnte (Fig. 11 sp_1). Das einzige, was ich dabei nicht sicher zu entscheiden vermochte, ist, ob diese Zellen die soeben behandelten sind, oder ob sie zu den unten erwähnten »Drüsenzellen« gehören, welche ungefähr dieselbe Form und Grösse haben. Die cytologische Struktur der letzteren auf den gefärbten Schnitten zeigt jedoch, dass diese Zellen nicht mit Spicula in Zusammenhang gebracht werden können.

In Übereinstimmung mit WOODLAND (vgl. oben p. 308) bin ich also der Ansicht, dass bei der Spiculumbildung ein intrazellulares Stadium einem extrazellularen vorhergeht. Der Übergang von dem ersteren zum letzteren sowie das weitere Geschehen bei der Spiculumbildung wird später zusammen mit den Spicula selbst besprochen werden. Hier handelte es sich eigentlich nur um den Nachweis, dass die Zellen den Charakter junger Spiculumbildner haben.

Für WIRÉNs Annahme, dass die spiculumbildenden Zellen in die Epidermis ausgewanderte Leukozyten seien, konnte ich wie THIELE, HOLMGREN und HEATH keinerlei Stütze finden. Die Leukozyten bei *Proneomenia antarctica* sind ungefähr ebenso gross wie die spiculumbildenden Zellen, weichen aber von diesen stark dadurch ab, dass sie mit grossen, hellglänzenden, eosinophilen Körnern vollgepfropft sind. Diese Zellen finden sich reichlich im Hautmuskelschlauch unmittelbar unter der Epidermis und weisen deutliche Zeichen von amoeboiden Bewegungen auf, aber ich habe sie niemals zwischen den Zellen in der Epidermis propria gesehen noch etwas beobachtet, was darauf deuten könnte, dass sie im Begriff sind, zwischen diese einzudringen, oder dass die unter der Epidermis liegenden Leukozyten sich in Zellen verwandeln, die einer der Epidermiszellen gleichen. Dazu kommt, dass das spätere Schicksal der Leukozyten aller Wahrscheinlichkeit nach ein ganz anderes ist als das eben erwähnte, wie in einem späteren Zusammenhang (p. 332) gezeigt werden wird.

Die dritte Zellenart in der Epidermis propria (Fig. 2 *drz*) besteht in grossen, rundlichen Zellen mit einer deutlichen Begrenzung ringsherum. Sie treten relativ sparsam auf und sind an ihrem grobkörnigen Inhalt

erkennbar. Die Körner haben eine auffallend unscharfe Kontur und sind im übrigen dadurch gekennzeichnet, dass sie keine bestimmte Affinität zu EHRLICHs Hämatoxylin oder Eosin haben, sondern von beiden zusammen unrein violett gefärbt werden. Auch hier kann nicht die Rede davon sein, dass diese Zellen in die Epidermis ausgewanderte Leukozyten sind, deren Körner eine scharfe Kontur haben, ausgesprochen eosinophil sind und ein stark lichtbrechendes Vermögen besitzen. Mit Rücksicht auf Form, Auftreten und Inhalt kann kein Zweifel darüber herrschen, dass es sich bei den hier behandelten Zellen um die rätselhaften Zellen handelt, die man oft beobachtet und im allgemeinen als Drüsenzellen bezeichnet hat (vgl. oben p. 299). Über ihre wirkliche Natur und Bedeutung konnte auch ich mir kein Urteil bilden. Einen Ausführungsgang habe ich niemals gefunden. Ebensowenig sah ich Plasma oder Kerne in diesen Zellen, was wohl mit der Anhäufung der eben erwähnten Körner zusammenhängt.

Andere Elemente als die genannten konnte ich in der Epidermis propria nicht nachweisen. Die Versuche mit Silberimprägnierung, die natürlich in erster Linie auf die Feststellung von Nervenendigungen oder andern nervösen Elementen abzielten, blieben erfolglos, was natürlich nicht beweist, dass nervöse Elemente fehlen.

b. Die Epidermispapillen.

In den Epidermispapillen können drei verschiedene Abschnitte unterschieden werden (Fig. 3 und 6):

1. Ein einfacher, grober Stamm, der sich von der Basis bis zu ungefähr einem Drittel oder etwas mehr der Cuticulahöhe erstreckt (*pb*). Diese Partie nenne ich den Basalteil der Papille.

2. Eine schmalere Partie (*pzw*), die ziemlich scharf abgesetzt vom oberen Ende des Basalteils ausgeht und sich gewöhnlich in zwei oder drei (möglicherweise mehr) Zweige teilt. Dieser Teil wird im folgenden der verzweigte Teil der Papille genannt.

3. Mehr oder weniger ballonförmige Anschwellungen, die an den Enden der Papillenzweige sitzen (*pa*). Bisweilen stehen diese Endanschwellungen in unmittelbarem Kontakt mit der oberen Fläche der Cuticula, bisweilen haben sie diese durchbrochen und sich selbst geöffnet, so dass sie eigentlich einen tiefen Trichter in der Cuticula bilden; manchmal treten sie weiter unten in der Cuticula auf, in einzelnen Fällen sogar in ihrem unteren Drittel.

Bei einem Studium längsgeschnittener Papillen macht es den Eindruck, als hätte der Basalteil der Papillen in seiner zentralen Partie längsverlaufende Fäden, und man wird deshalb gleich an die Fäden denken, welche vor allem HEATH wiederholt in den Papillenstielen beobachtet und

Fig. 3. *Proneomenia antarctica.* Die Epidermispapillen. *A* eine ganze Papille, *B* die Endanschwellung einer Papille, *C* der Basalteil einer Papille. *bm* Basalmembran, c_1 Cuticula, c_2 verdichtete Schicht der Cuticula, *ep* Epidermis propria, *k* eosinophile, stark lichtbrechende Körner, *m* Hautmuskelschlauch, *pa* Endanschwellung der Papille, *pb* Basalteil der Papille, *pzw* verzweigter Teil der Papille, *tsp* Tangentialspiculum. — Häm.-Eosin. 450 x.

für Nerven gehalten hat (vgl. oben p. 302). Ein Vergleich mit quergeschnittenen Basalteilen zeigt indes, dass es sich in Wirklichkeit nicht um Fäden, sondern um unregelmässig verlaufende dünne Lamellen handelt. Bei näherer Prüfung erklärt sich auch die wirkliche Natur dieser Lamellen. Es stellt sich nämlich heraus, dass der Basalteil der Papillen von Zellen aufgebaut ist, die nicht nur übereinander liegen, sondern auch zu mehreren (3 oder 4) in demselben Niveau, sowie ferner, dass diese Zellen gegen das Zentrum des Papillenquerschnitts stark vakuolisiert sind, während das Plasma und der Kern nach der Peripherie gedrängt sind. Dadurch, dass die vakuolisierten Teile der Zellen zentral zusammenstossen, entsteht im Innern der Papille ein Lamellensystem von Zellwänden.

Die Feststellung dieser Organisation einer im übrigen hochorganisierten Papille dürfte zu der Annahme berechtigen, dass die Papillen der Solenogastren überhaupt fingerlingförmige Ausbuchtungen der Epidermis sind. Hierdurch stimmen sie weit mehr mit dem Papillentypus bei *Neomenia* überein, als frühere Untersuchungen ergeben haben. Sowohl bei *Proneomenia antarctica* als bei *Neomenia* hat der Basalteil der Papillen im Prinzip den Bau eines Zylinders. Der Unterschied liegt bloss darin, dass der Zylinder bei *Neomenia* eine bedeutende Weite hat und einen Zapfen von aufragendem subepithelialem Gewebe einschliesst, während er bei *Proneomenia antarctica* so eng ist, dass die Zellen mit ihren Wänden zentral zusammenstossen. Natürlich ist es denkbar, dass es Papillen von dem soliden Typus gibt, bei denen es unmöglich ist, von einer zylindrischen Organisation zu sprechen. Die Verhältnisse bei *Neomenia* und *Proneomenia antarctica* sowie auch WIRÉNS — wie es scheint — einzig plausible Erklärung der Histogenese der Epidermispapillen (vgl. oben p. 302) machen es indes wahrscheinlich, dass es sich dann um eine Reduktion der Anzahl Zellen im Papillenquerschnitt oder um andere sekundäre Veränderungen handelt.

Dass die Epidermispapillen von *Proneomenia antarctica* fingerlingförmige Ausbuchtungen der Epidermis sind, ergibt sich auch deutlich, wenn man den untersten Teil der Papillenbasis und ihren Zusammenhang mit der Epidermis propria studiert. Man sieht dann, wie die Zellen von verschiedenen Richtungen in der Epidermis propria unter der Papille zusammentreffen und in diese einbiegen, während sie gleichzeitig ihren cytologischen Charakter verändern, und zwar vakuolisiert werden. Interessant ist auch zu beobachten, wie die Basalmembran dabei oft teilweise bei der Einbiegung mitgeht, so dass sie gleichsam eine kleine Spitze im Zentrum der Papillenbasis bildet (Fig. 3 *C*).

Wie in der Epidermis propria ist ein Teil der Zellen im Basalteil der Papillen mit Fibrillen ausgestattet, die stark von Eisenhämatoxylin gefärbt werden. Diese Fibrillen sind überall im Basalteil anzutreffen, vor allem

aber in seinem unteren Ende. Sie sind stets in den plasmahaltigen Teil der Zellen verlegt. Offenbar haben sie hier wie in der Epidermis propria eine mechanische Aufgabe, wenngleich diese — wenigstens teilweise — wahrscheinlich mit einem andern Bedürfnis in Zusammenhang zu bringen ist als dem, welches bei der Epidermis propria (p. 320) angegeben wurde. Dank diesen besonders haltbaren Elementen scheinen mir die Epidermispapillen (die ja die Cuticula in allen radiären Richtungen sehr dicht durchsetzen) wesentlich dazu beitragen zu können, die mächtige, aber wahrscheinlich nicht sehr feste Cuticularsubstanz zusammenzuhalten.

Was die cytologischen Eigenschaften der Zellen und ihre Organisation im Verhältnis zueinander betrifft, weicht der verzweigte Teil der Papillen nicht von ihrem Basalteil ab. Jedoch können die Vakuolen der Zellen bisweilen auffallend schwach ausgebildet sein, wodurch die Papillenzweige ein in plasmatischer Hinsicht homogenes Aussehen erhalten. Dass die Zellen auch hier zu mehreren in demselben Niveau liegen, geht daraus hervor, dass der Papillenzweig zentral einen stark von Hämatoxylin gefärbten Strang enthält, der offenbar von den zentral zusammenstossenden Zellwänden gebildet wird (Fig. 3 *A*). Dieser Strang ist kein Nerv, denn dazu lässt er sich zu stark von Hämatoxylin färben.

Die am Ende der Papillenzweige sitzenden Anschwellungen variieren stark sowohl in bezug auf ihre Grösse als auf ihre Höhenlage in der Cuticula. Alle Übergänge sind vorhanden von grossen, ballonförmig aufgeschwollenen Gebilden bis zu ganz kleinen, gerade noch erkennbaren Erweiterungen der Papillenzweige (Fig. 4). Es ist wohl natürlich, wie Nierstrasz (vgl. oben p. 302) anzunehmen, dass die kleineren Anschwellungen jünger und noch nicht fertig ausgebildet sind, aber es dürfte von Wichtigkeit sein, darauf hinzuweisen, dass die kleinen Anschwellungen nicht — wie man erwarten könnte — immer tiefer in der Cuticula liegen als die grösseren. Im Gegenteil findet man grosse und kleine Endanschwellungen ganz unabhängig von der Höhe in der Cuticula (Fig. 5), und dies gilt auch für Endanschwellungen, die zu derselben Papille gehören.

In den grössten Papillenanschwellungen (Fig. 3 *B*) tritt das Plasma hauptsächlich bloss basal auf und enthält eine Anzahl Kerne von demselben Aussehen wie die in den übrigen Teilen der Papille, d.h. schwach oval und von mässiger Dichte sind. Der übrige und unvergleichlich grösste Teil der grossen Anschwellungen besteht in einem grossen, nur von schwachen Plasmazügen durchsetzten Raum. Es liegt also nichts vor, was gegen die übliche Auffassung vom Bau der Endanschwellungen spricht (vgl. oben p. 301). Das Vorhandensein mehrerer Kerne zeigt, dass das Gebilde mehrzellig ist oder wenigstens war, und aus der Lage des Plasmas geht hervor, dass die Zellen distal stark vakuolisiert sind. Ob das Fehlen der Zellwände in dem äusseren, vakuolisierten Teil eine natürliche Er-

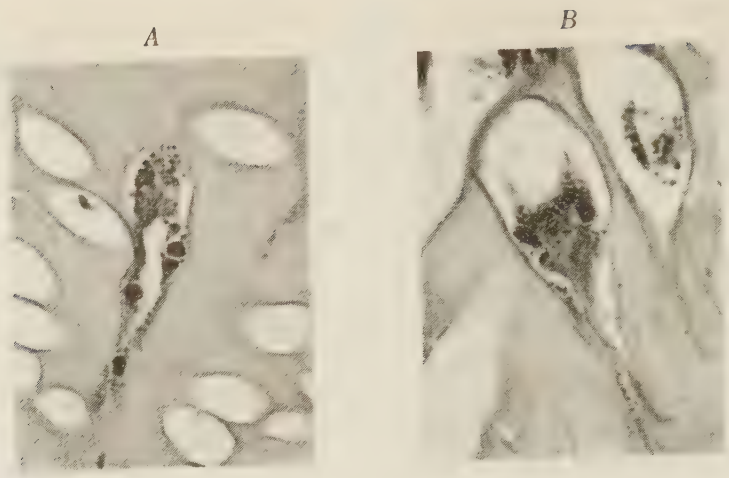

Fig. 4. *Proneomenia antarctica.* Die Endanschwellungen der Epidermispapillen. *A* junges Stadium, *B* älteres Stadium, beide mit eosinophilen, stark lichtbrechenden Körnern. — Häm.-Eosin, 600 x.

‹cheinung (Degeneration) ist oder auf mangelhafter Fixierung beruht, lässt sich natürlich äusserst schwer mit Sicherheit sagen. Da die Zellwände im zentralen, vakuolisierten Teil der Papillenbasis (die ja weit nach innen liegen und deshalb beim Fixieren weniger leicht zugänglich sein dürften), gut erhalten sind, ist es wahrscheinlich, dass die Zellwände in den Papillenanschwellungen auf eine natürliche Weise verschwunden sind.

Je kleiner die Papillenanschwellungen sind, um so grösser ist der Teil, welcher von Plasma ausgefüllt ist, und die ganz kleinen Anschwellungen sind fast völlig plasmatisch. Das Wachstum der Papillenanschwellungen beruht also wenigstens zu einem sehr grossen Teil auf der Bildung der Vakuolen.

In der ganzen Epidermispapille treten sehr charakteristische Körner im Zellplasma auf (Fig. 3 *A k*, Fig. 4). Auf ungefärbten Schnitten sind sie hellglänzend und gelblich, auf den mit EHRLICHs Hämatoxylin-Eosin gefärbten sind sie hellglänzend und klar rot und auf den mit Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin gefärbten Präparaten gelbbraun bis schwarz und ohne Glanz. Auch bei den silberimprägnierten Präparaten treten sie sehr deutlich hervor. Sie sind hier wie bei den Eisenhämatoxylin-Präparaten bräunlich, aber hellglänzend. Der Übersichtlichkeit halber stelle ich die optischen Eigenschaften der Körner bei den von mir angewandten Untersuchungsmethoden in einer Tabelle zusammen:

Methode / Optische Eigenschaften	Ungefärbt	Ehrlichs Hämatoxylin und Eosin	Eisenhämatoxylin und Pikrofuchsin	Silber
Farbe	gelb	rot	braun	braun
Lichtbrechungsvermögen	gross	gross	nicht vorhanden	gross

Es kann wohl kaum ein Zweifel darüber herrschen, dass diese Körner mit den von Heath in den Epidermispapillen beobachteten und bloss kurz erwähnten gelblichen Körnern identisch sind (vgl. oben p. 301), welche nach H. Hoffmann auf eine exkretorische Tätigkeit der Epidermispapillen deuten. Um Klarheit über diesen Punkt zu gewinnen, müssen wir indes sowohl die Körner als die Epidermispapillen im Ganzen neuen, sorgfältigen Untersuchungen unterwerfen:

In bezug auf die Grösse variieren die Körner stark. Man findet alle Übergänge von Körnern, deren Durchmesser kaum 1 μ beträgt, bis zu solchen, die einen Durchmesser von mindestens 4 μ haben. Die Form ist rundlich, aber nicht genau sphärisch, da der Umkreis unregelmässig ist. Das letztere macht sich natürlich besonders bei den grössten Körnern bemerkbar. Bei diesen glaubt man auch eine doppelte Schichtung wahrzunehmen. Darüber, ob dies seinen Grund in einer wirklichen Struktur hat oder bloss eine Folge des Lichtbrechungsvermögens der Körner ist, konnte ich mir kein sicheres Urteil bilden.

Hinsichtlich der Körner in dem Basalteil und den Zweigen der Papille (Fig. 3 *A*) ist zu bemerken, dass sie immer klein sind und nicht konstant auftreten. In einem Teil der Papille können sie ganz fehlen, während sie in einem andern Teil in grosser Anzahl vorhanden sind. In den Papillenstielen als Ganzem kann man folglich die Körner in verstreuten Haufen auftreten sehen.

In den Papillenanschwellungen dagegen finden sich Körner von allen Grössen (Fig. 4). Die kleinen Papillenanschwellungen können fast mit Körnern vollgepfropft sein, und dasselbe gilt für das Plasma in den grösseren, vakuolisierten, aber noch nicht zu voller Grösse gelangten Papillenanschwellungen. Wenn die Papillenanschwellungen ihre volle Ausbildung erreichen, d.h. wenn sie einen grossen, sehr ausgespannten Flüssigkeitsraum bekommen, und das Plasma zu einem relativ kleinen, meniskusförmigen Gebilde im basalen Teil der Papillenanschwellung zusammengedrängt ist, verschwinden die Körner mehr und mehr bis zu völligem Schwund. Es scheint also, dass die Körnersubstanz in gelöster Form in den grossen Flüssigkeitsraum der fertigen Papillenanschwellung aufgenommen wird.

Fig. 5. *Proneomenia antarctica.* Aufspringen und Regeneration der Endanschwellungen der Epidermispapillen. Drei nacheinander folgende Stadien. c_1 Cuticula, c_2 verdichtete Schicht der Cuticula, *dzw* degenerierter Teil eines Papillenzweiges, *pa* neugebildete Endanschwellung, tr_1 Trichter einer kürzlich aufgesprungenen Endanschwellung, tr_2 alter Trichter einer aufgesprungenen Endanschwellung. — Häm.-Eosin. 450 x.

Der Umstand, dass die Körnermenge in den Endanschwellungen ganz unabhängig von der Höhe der letzteren in der Cuticula ist, scheint völlig die Möglichkeit auszuschliessen, dass die Körnermenge eine Funktion des sukzessiven Eindringens der Fixierflüssigkeit in die Gewebe ist, was man sonst vermuten könnte, weil die Fixierflüssigkeit selbst bei ihrem Eindringen in die Gewebe eine Veränderung erfahren muss.

Wie in der Übersicht über die früheren Forschungsresultate gesagt wurde (p. 301), hat man bisher nicht entscheiden können, ob die geöffneten Papillenanschwellungen eine natürliche Erscheinung darstellen oder beim Präparieren (Fixieren oder Schneiden) entstanden sind. Bei *Proneomenia antarctica* habe ich Beobachtungen gemacht, welche unzweideutig zeigen, dass das Sichöffnen der Papillen eine Anordnung der Natur selbst ist. Das Aufspringen der Endanschwellung ist nämlich stets mit der Entstehung einer neuen Endanschwellung ein Stück weiter unten an dem alten Papillenzweig verbunden (Fig. 5).

Dass die Entstehung einer neuen Anschwellung wirklich durch die Degeneration der alten bedingt ist und also nicht selbständig und zu jeder

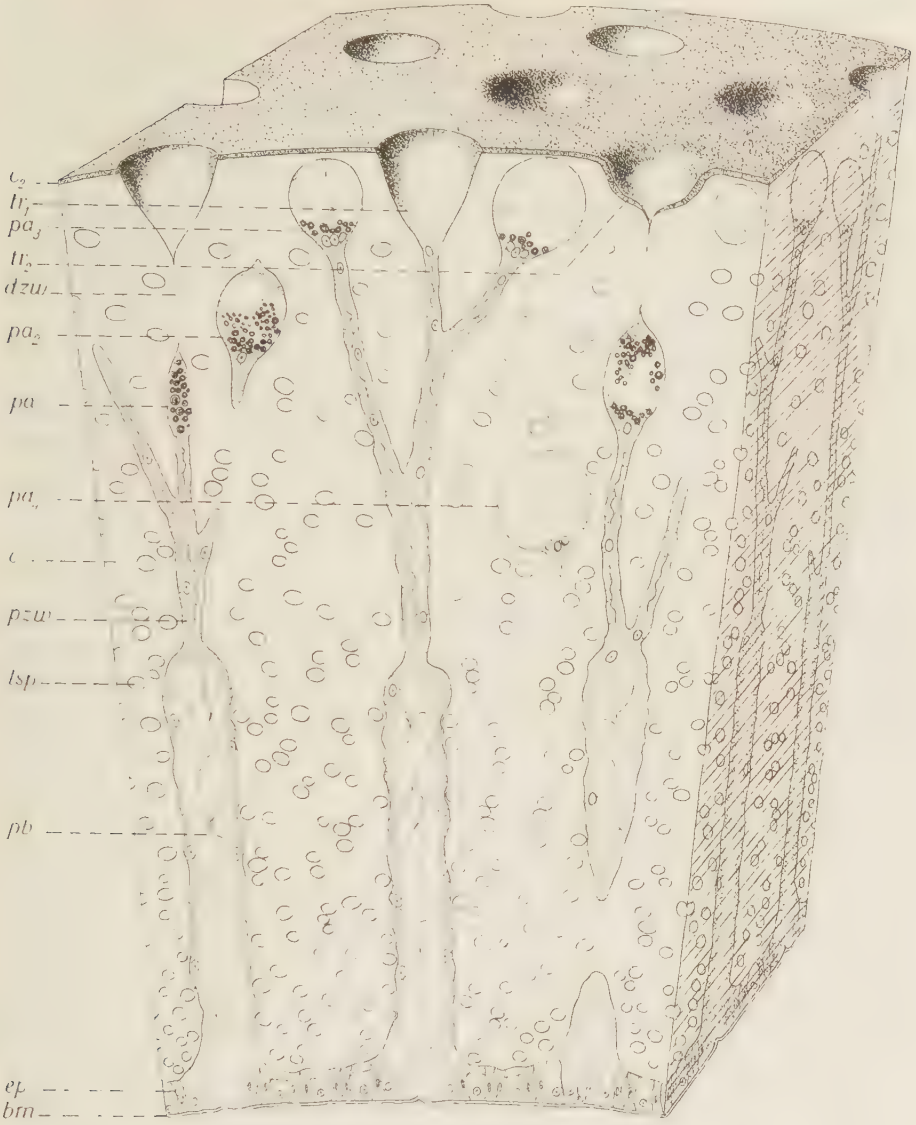

Fig. 6. *Proneomenia antarctica.* Stück des spiculatragenden Integumentes. *bm* Basalmembran, c_1 Cuticula, c_2 verdichtete Schicht der Cuticula, *dzw* degenerierter Teil eines Papillenzweiges, *ep* Epidermis propria, pa_1 — pa_4 verschiedene Stadien der Bildung der Endanschwellungen, *pb* Basalteil einer Papille, *pzw* verzweigter Teil einer Papille, tr_1 Trichter einer kürzlich aufgesprungenen Endanschwellung, tr_2 alter Trichter einer aufgesprungenen Endanschwellung, *tsp* Tangentialspiculum. — 350 x.

beliebigen Zeit stattfindet, geht schon daraus hervor, dass man niemals eine neue Anschwellung an dem Zweige einer älteren nichtgeöffneten antrifft. Allmählich degeneriert auch der Teil des Papillenzweiges, der zwischen der aufgesprungenen und der neugebildeten Anschwellung liegt. Erst wenn dies geschehen ist, verdient natürlich die neue Anschwellung wirklich den Namen Endanschwellung.

Von den unerhört zahlreichen Beispielen dieser Erscheinung (sie ist so gewöhnlich, dass ich geneigt bin zu glauben, dass bei einem einigermassen alten Individuum den allermeisten Endanschwellungen frühere an demselben Papillenzweig vorhergegangen sind) gebe ich in Fig. 5 drei wieder, welche ebenso viele Stadien dieses Prozesses darstellen. *1* zeigt eine Papille, die sich soeben geöffnet hat. Durch das Aufspringen hat sich ein Trichter in der Cuticula gebildet. Dass der Vorgang kürzlich eingetreten ist, ergibt sich teils aus dem noch scharfen Rand des Trichters, teils daraus, dass die Cuticula in dem Trichter selbst sich noch nicht zu einer dunkleren Oberflächenschicht verdichtet hat, wie man sie sonst gewöhnlich auf der freien Fläche der Cuticula und auch hier unmittelbar ausserhalb des Trichters sieht. *2* zeigt ein Zwischenstadium in der Bildung der neuen Papillenanschwellung und *3* die fertiggebildete neue Papillenanschwellung. Die letzte Abbildung ist sehr instruktiv, denn hier kann man den ganzen Verlauf in einem einzigen authentischen Bild sehen. Von der freien Fläche der Cuticula nach unten können wir hier wahrnehmen:

1) den Trichter der alten Endanschwellung,
2) den degenerierten äusseren Teil des Papillenzweiges,
3) die neue Endanschwellung,
4) den unteren, niemals ausser Funktion gesetzten Teil des Papillenzweiges.

Ausser dem Umstand, dass die neue Endanschwellung dieser Papille fertig ausgebildet ist, zeigt auch die starke Verdichtung der Cuticula in den Trichterwänden, dass das Aufplatzen der alten Endanschwellung vor langer Zeit stattgefunden hat. (Auch aus diesem Grunde ist also die Annahme eines Artefakts ganz unmöglich.)

Von Interesse für das Problem der Cuticulabildung ist es, in welcher Weise der distale (= ausserhalb der neuen Endanschwellung liegende) Teil des Papillenzweiges zu degenerieren scheint. Lange bleiben von diesem Verdichtungsstreifen in der Cuticula zurück (nur durch abweichende Dichte, nicht durch Strukturen von anderer Substanz unterscheiden sich diese Bildungen von der umgebenden Cuticularsubstanz), und hieraus scheint mir hervorzugehen, dass der periphere Papillenzweig bei seiner Degeneration in Cuticularsubstanz übergeht.

Es ist klar, dass der geschilderte Prozess nur denkbar ist, wenn die Cuticula einer Abnutzung von aussen unterworfen ist und sich von unten her neu bildet. Infolge dieses Umsatzes der Cuticularsubstanz erreichen nämlich die neugebildeten Endanschwellungen allmählich die Oberfläche der Cuticula, wo sie demselben Schicksal entgegengehen wie ihre Vorgänger an demselben Papillenzweig.

Durch diese Beobachtungen hat auch die Annahme der meisten Solenogastrenforscher eine weitere Stütze erhalten, dass die Cuticula durch die Tätigkeit der Epidermiszellen gebildet wird und nicht z.B. dadurch, dass die Epidermispapillen Cuticularsubstanz auf der freien Oberfläche der alten Cuticula entleeren (wie KOWALEVSKY & MARION behaupten), oder dadurch, dass neue Cuticularsubstanz in der äusseren Schicht der Cuticula entleert wird (wie HEUSCHER meint). (Vgl. oben p. 303.)

Wahrscheinlich ist es dieses Regenerationsphänomen, welches NIERSTRASZ beobachtete, als er Stadien der Histogenese der ganzen Papille zu sehen glaubte (vgl. oben p. 302). Da ich nun selbst wahrgenommen habe, dass voll ausgebildete Epidermispapillen tief unten in der Cuticula auftreten können und dass neue Anschwellungen durch Regeneration an alten Stielen entstehen, bin ich zu der Überzeugung gelangt, dass NIERSTRASZ' Ansicht, derzufolge die Anschwellungen erst auftreten, nachdem sich die Papillenstiele in ihrer ganzen Länge entwickelt haben, wahrscheinlich unrichtig ist. Ganz neue Papillen entstehen sicher dann und wann, in dem Masse, wie das Tier wächst und mehr Papillen braucht, aber infolge der Regeneration von Endanschwellungen alter Papillen ist das Bedürfnis nach ganz neuen Papillen bedeutend geringer, als es ohne diesen Prozess sein würde. Es liegt sogar nichts Ungereimtes in dem Gedanken, dass es unter den Epidermispapillen eines alten Tieres auch solche gibt, die von Anfang an vorhanden waren und sich mehrmals geöffnet und also ihre Endanschwellungen verloren haben. Das letztere bedeutet also nicht, wie einige gemeint haben, das Endstadium im Leben der ganzen Papille (vgl. oben p. 301). Der Stiel ist trotz allem noch vorhanden und bildet ständig neue Endanschwellungen.

Wir wollen nun versuchen, auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen über die Epidermispapillen deren Aufgabe zu beurteilen.

Die Feststellung, dass das Sichöffnen der Endanschwellungen natürlich bedingt ist und wahrscheinlich eine biologische Bedeutung hat, scheint mir ein Schritt näher zum Ziele zu sein.

Ein wichtiger Umstand ist, dass man bei *Proneomenia antarctica* feststellen kann, woher ein Teil des Zellinhalts, nämlich die oben erwähnten Körner, stammt. Dank ihrer schon erwähnten Form und optischen Eigenart lassen sich die Körner sehr leicht identifizieren, wo immer sie in dem mikroskopischen Bilde auftreten. Wie bereits bemerkt, finden sie sich

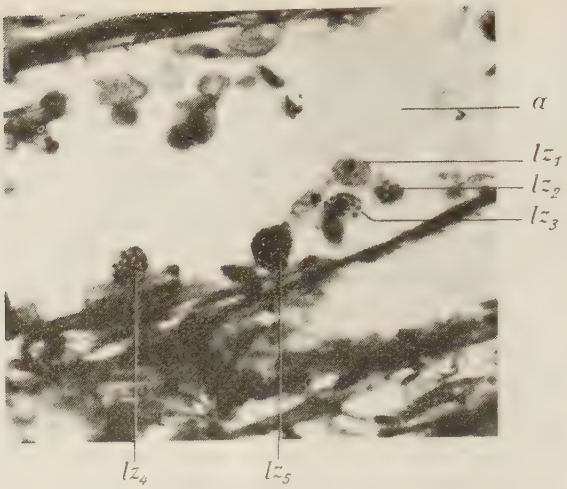

Fig. 7. *Proneomenia antarctica.* Die Beladung der Leukozyten mit eosinophilen, stark lichtbrechenden Körnern. *a* dorsaler Blutsinus (»Aorta»), lz_1 — lz_5 nacheinander folgende Stadien der Beladung der Leukozyten. Häm.-Eosin. 600 x.

ausser in den Endanschwellungen der Epidermispapillen auch in den Zellen der Papillenstiele. Dazu kommt, dass sie in den Leukozyten vorhanden sind. (Die Körner zeigten hier bei Anwendung derselben Untersuchungsmethoden genau dieselbe Form und die gleichen optischen Eigenschaften wie die Körner in den Epidermispapillen.) Die Leukozyten ihrerseits treten in grossen Mengen in den Blutbahnen auf (Fig. 7), zwischen den Fasern des Hautmuskelschlauches (Fig. 8 *A* und *B*) sowie ferner unmittelbar unter den Epidermispapillen (*C*), im Eingang der Papillenstiele selbst (*D*) und bisweilen ein kurzes Stück in diesen hinauf (*E*).

Hiernach scheint es, als ob die Epidermispapillen ihre Körner so erhalten, dass mit Körnern beladene Leukozyten aus den Blutbahnen durch den Hautmuskelschlauch in die Epidermispapillen wandern. Völlig beweisend für einen solchen Verlauf sind diese Beobachtungen allein natürlich nicht, denn es kann sich so verhalten, dass es sich bei dem Auftreten der Körner an den verschiedenen Stellen (in den Epidermispapillen und den Leukozyten) um isolierte Erscheinungen handelt und dass deshalb die Einordnung der letzteren in einen bestimmten physiologischen Zusammenhang nicht der Wirklichkeit entspricht. Nun liegen indes auch andere Wahrnehmungen vor, welche zu zeigen scheinen, dass der genannte Zusammenhang tatsächlich eine Wirklichkeitsgrundlage hat.

Studieren wir die Leukozyten näher und achten wir dabei auch auf die Stelle, wo sie in jedem einzelnen Fall auftreten (Fig. 7 und 8), so finden wir folgendes: Wenn sie in Teilen des Körpers angetroffen werden, die

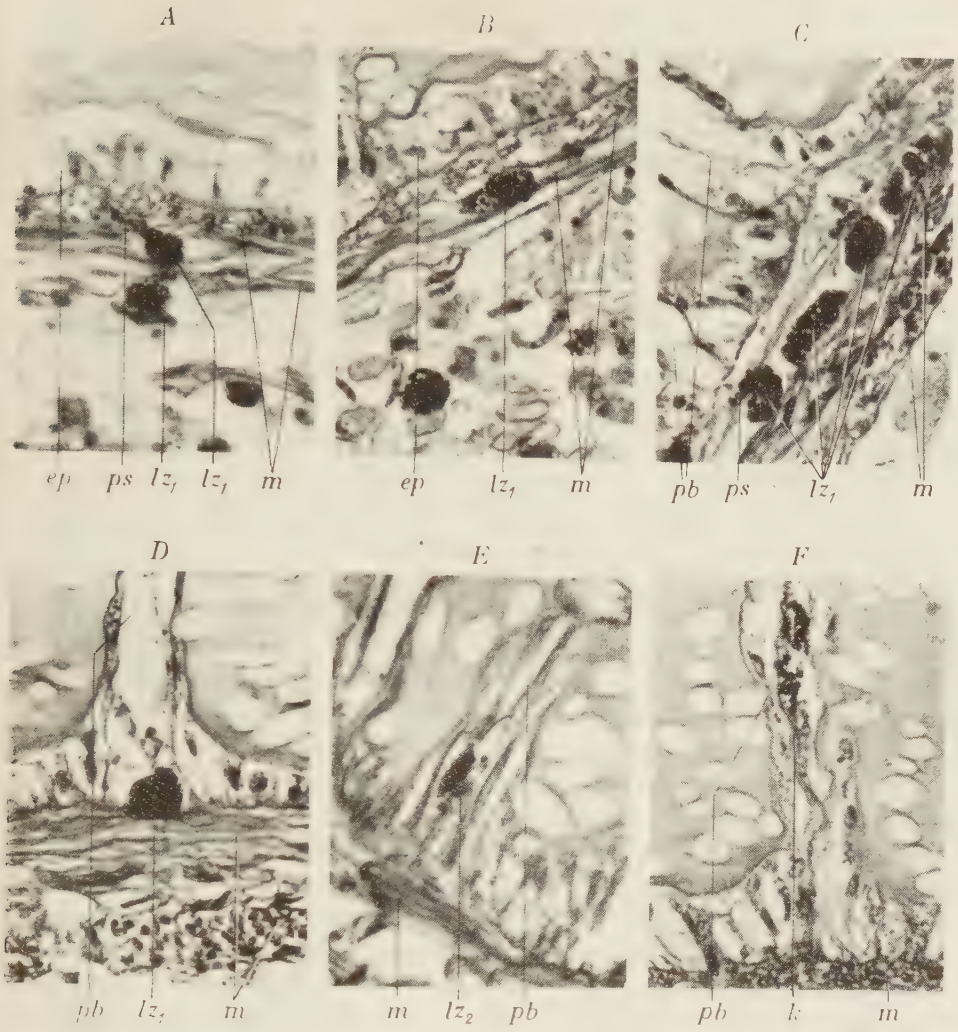

Fig. 8. *Proneomenia antarctica.* Wanderung und Degeneration der Leukozyten. *A* und *B* Leukozyten im Hautmuskelschlauch, *C* Anhäufung von Leukozyten unter zwei Epidermispapillen, *D* in eine Epidermispapille eindringender Leukozyt. *E* im Basalteil einer Papille degenerierender Leukozyt, *F* durch den Zerfall eines Leukozytes freigewordene eosinophile, stark lichtbrechende Körner. *ep* Epidermis propria, *k* freie Körner, lz_1 intakter Leukozyt, lz_2 zerfallender Leukozyt, *m* Hautmuskelschlauch, *pb* Basalteil einer Papille, *ps* Pseudopodium. — Häm.-Eosin. 600 x.

zwischen den Blutbahnen und den Epidermispapillen liegen, sind sie immer intakt und stets ganz mit Körnern vollgepfropft: wenn sie in den Blutbahnen vorkommen, sind sie ebenso immer unversehrt, zeigen aber alle Übergänge zwischen solchen, welche mit Körnern angefüllt sind, und solchen, die gar keine Körner enthalten: wenn sie endlich unmittelbar unter den Papillenstämmen oder ein Stück in diesen hinauf auftreten, sind sie immer mit Körnern vollgepfropft und befinden sich oft im Auflösungszustand, wobei die Körner frei werden (Fig. 8 *E* und *F*). Die Verhältnisse in den Blutbahnen einerseits und in den Papillenstämmen andererseits scheinen mir nur so gedeutet werden zu können, dass eine Beladung der Leukozyten mit Körnern (d.h. Aufnahme von Körnersubstanz) und eine Ausladung von Körnern aus den Leukozyten stattfindet. Hieraus ergibt sich, dass die Leukozyten Körner aus dem Innern des Körpers nach den Epidermispapillen befördern.

Schliesslich ist hinsichtlich dieser Leukozytenwanderung noch zu bemerken, dass man bei den Leukozyten immer wieder sehr deutliche Pseudopodien findet (Fig. 8 *A* und *C ps*). Dabei ist besonders bemerkenswert, dass ich niemals eine Pseudopodie gesehen habe, welche darauf hingedeutet hätte, dass sich die Leukozyte auf der Wanderung in entgegengesetzter Richtung als der oben angegebenen befand, sondern bloss Pseudopodien, die mit dieser Richtung in Übereinstimmung standen, und solche, die als indifferent bezeichnet werden können. (Das letztere kann indes nicht als eine Abweichung von der direkten Wanderung zum Ziele aufgefasst werden, da die Leukozyten vielfach ein Stück parallel mit der Epidermis wandern müssen, um zu der nächsten Epidermispapille zu gelangen.) Dass es sich in sämtlichen Fällen um wirkliche Pseudopodien handelte, und nicht um einen nachschleifenden Teil des Leukozytenkörpers (eine Bildung, die ja denkbarerweise entstehen kann, wenn eine Leukozyte fast, aber nicht vollständig durch einen engen Durchgang gedrungen ist), ging daraus hervor, dass der herausragende Teil deutlich ärmer an Körnern war als der Leukozytenkörper selbst. (Die Körner müssen sich ja als totes Gewicht passiv bei den Plasmaströmungen in der Leukozyte verhalten und deshalb bei der Pseudopodienbildung zurückbleiben.)

Um die geschilderten, vielleicht ein wenig verwickelten Verhältnisse bei dem Transport der Körner aus den Blutbahnen in die Papillen zu verdeutlichen, habe ich meine Beobachtungen über die Leukozyten in nachstehender Tabelle zusammengestellt.

Ort \ Eigenschaften	Körnermenge	Pseudopodien	Zustand
Papillenstiele	gross	nach aussen gerichtet	degenerierend (= Freiwerden der Körner)
Hautmuskelschlauch	gross	nach aussen gerichtet oder indiff.	intakt
Blutbahnen	klein — gross (= Beladung der Leukozyten)	nach aussen gerichtet	intakt

Natürlich muss man sorgfältig erwägen, ob diese Leukozytenphänomene als natürliche Erscheinungen oder als eine Folge des Eindringens der Fixierflüssigkeit in die Gewebe anzusehen sind. Weder die Beladung der Leukozyten mit Körnern im Innern des Körpers noch ihr Zerfall in den Papillenstielen scheint mir auf dem letzteren Umstande beruhen zu können. Hinsichtlich der Beladung der Leukozyten finden wir nämlich, dass Leukozyten mit verschiedener Körnermenge regellos im Inneren des Körpers durcheinandergemischt sind, und hinsichtlich ihres Zerfalls, dass intakte Leukozyten oft unmittelbar unter dem Epithel der Bauchfalte und des Atriums auftreten (Fig. 47), also an Stellen, wo die Leukozyten der Fixierflüssigkeit noch mehr ausgesetzt sind als im Basalteil der Epidermispapillen. Dagegen dürfte es unmöglich sein, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die nach aussen gerichteten Pseudopodien durch eine natürliche Reizung seitens der Epidermispapillen oder durch eine Reizung seitens der eindringenden Fixierflüssigkeit (die wohl ihren Weg vor allem durch die Epidermispapillen genommen hat) hervorgerufen worden sind. Ich halte es jedoch für wahrscheinlicher, dass die Fixierflüssigkeit so rasch auf die Leukozyten gewirkt hat, dass diese in natürlichem Zustand erstarrt sind, als dass sie erst eine positive Reaktion der Leukozyten ausgelöst hat. Hätte nämlich das Gift (durch das Konzentrationsgefälle, das beim Eindringen des Giftes in die Gewebe entstehen muss) eine positive Reaktion der Leukozyten hervorrufen können, so hätte es wahrscheinlich (durch die an dieser Stelle allmählich steigende Konzentration) auch eine negative Reaktion der Leukozyten hervorgerufen, bevor diese dem Tode verfielen.

Durch direkte Beobachtungen scheint mir also die Beförderung der Körner auf der Strecke Blutbahnen — Papillenstiele sichergestellt zu sein. Aber ich habe auch angenommen, dass die Körner zu den Endanschwellungen gelangen. Dies muss als eine sehr natürliche Annahme betrachtet

werden. Durch direkte Wahrnehmungen wurde jedoch konstatiert: 1) dass die Körnersubstanz (in festem oder in gelöstem Zustand) ständig durch die sich öffnenden Endanschwellungen herausgeschafft wird, und 2) dass ständig neue Körner durch die Leukozyten in die Papillenstiele befördert werden. Hieraus geht hervor, dass ein Strom von Körnersubstanz durch die Papille vom Basalteil nach den Endanschwellungen geht.

Diese innerhalb der Papille transportierte Körnersubstanz gibt sich ja übrigens durch die hier und da in der Papille auftretenden Haufen von wirklichen kleinen Körnchen zu erkennen (Fig. 3 *A k*). Gerade dieses mehr sporadische Vorkommen der Körner scheint mir ein gewisser Beweis dafür zu sein, dass es sich um eine Substanz handelt, welche auf dem Wege der Beförderung ist. Wären die Körner ein Plasmacharakter der Papillenzellen, so würden sie wahrscheinlich auch konstante Gebilde der Zellen sein.

Wie die Körnersubstanz aus den degenerierten Leukozyten in die Zellen des Papillenstiels gelangt und wie sie in der Papille von Zelle zu Zelle befördert werden kann, weiss ich nicht. Was die erste Frage anlangt, kann jedoch darauf hingewiesen werden, dass ich nichts beobachtet habe, was auf eine Phagocytose seitens der Zellen der Papillenbasis gedeutet hätte, und dass etwas Derartiges bei dem Transport von Zelle zu Zelle geschehen könnte, ist wohl undenkbar. Es scheint sonach in beiden Fällen wahrscheinlich zu sein, dass die Körnersubstanz die Zellwände in gelöster Form passiert.

Auch wenn die Leukozyten Körnersubstanz aus dem Blut aufnehmen, scheint dies der Fall zu sein. Phagocytose seitens der Leukozyten ist hier unwahrscheinlich, nicht bloss, weil ich niemals eine solche wahrnehmen konnte, sondern auch, weil niemals freie Körner im Blut vorkommen (wo die Aufnahme von Körnersubstanz offenbar stattfindet).

Meine hier mitgeteilten Beobachtungen über den Abtransport eines Stoffes aus dem Körper durch das Zusammenwirken der Leukozyten und der Epidermispapillen scheinen mir bloss eines bedeuten zu können, nämlich Exkretion. Damit würde sich auch WIRÉNs Hypothese über die Aufgabe der Epidermispapillen in einer Beziehung als richtig erwiesen haben. Indes dachte er sich die Art der Exkretion anders, als ich sie hier beschrieben habe. Nach WIRÉN sollen die Zellen in den Epidermispapillen die Leukozyten selbst sein, die sich nach Erfüllung ihrer Aufgabe als Spiculumbildner in »Niederschlagsorte von Detritus» verwandeln. Meiner Ansicht nach sind die Zellen in den Endanschwellungen der Papillen keine umgewandelten Leukozyten, aber die Leukozyten wirken bei der Exkretion mit, indem sie das Exkret aus dem Blut nach den Papillen schaffen.

Es ist klar, dass die Feststellung einer exkretorischen Funktion der Epidermispapillen nicht die Möglichkeit ausschliesst, dass sie ausserdem

noch eine andere Aufgabe haben. Wie schon bemerkt (p. 304), haben mehrere Forscher; ohne sich auf sichere Beobachtungen stützen zu können, den Papillen eine spezielle Sinnesfunktion zuschreiben wollen. Ich habe nichts finden können, was auf eine solche hindeutet. Die Angaben, dass die Papillen eine faserige Struktur in den zentralen Teilen des Stieles besitzen, haben sich bei näherer Prüfung als unrichtig erwiesen (vgl. oben p. 324). Möglicherweise sind es Irrtümer in bezug auf ähnliche histologische Einzelheiten, welche zuweilen der Annahme zugrunde liegen, dass die Epidermispapillen Sinnesorgane sind.

Wohl kann man mit PRUVOT annehmen, dass die Papillen durch ihr Vordringen an die freie Oberfläche der Cuticula dazu beitragen, die Empfänglichkeit des Tieres für Sinneseindrücke erheblich zu steigern, auch wenn die Papillen nicht mehr sensorisch sind als die Epidermis propria; aber gleichzeitig wird man dann mit WIRÉN sagen müssen, dass dies allein nicht die Behauptung rechtfertigen kann, die Papillen seien Sinnesorgane im eigentlichen Sinne. Hierzu ist etwas mehr erforderlich, nämlich, dass die Epidermispapillen spezielle Sinneszellen besitzen oder wenigstens eine besonders starke Anhäufung der nervösen Elemente aufweisen, die sich in der Epidermis finden.

Mit WIRÉN und HEATH bin ich der Ansicht, dass, auch wenn die Papillen den Ästheten der Chitonen homolog sein sollten, dies nichts für ihre Funktion beweisen würde. Ausschlaggebend in dieser Frage können nur Beobachtungen an den Epidermispapillen selbst sein.

c. Die Cuticula.

Über die Bildung der Cuticula haben wir schon gesprochen (p. 319).

Die gewöhnliche Auffassung, dass die Cuticula der Solenogastren eine strukturlose Masse ist, gilt im grossen und ganzen auch für die Cuticula von *Proneomenia antarctica*. Auf den Präparaten, die mit EHRLICHs Hämatoxylin und Eosin gefärbt sind, ist die Cuticula schwach violett, auf den mit Eisenhämatoxylin und Pikrofuchsin gefärbten rotgelb und auf den silberimprägnierten klar gelb oder braun.

Wie früher (im Zusammenhang mit der Regeneration der Epidermispapillen) dargelegt wurde, besitzt die Cuticula jedoch eine Oberflächenschicht, die mehr färbbar ist als die Cuticula im übrigen und die wohl eigentlich als eine wirkliche Struktur zu bezeichnen ist. Durch die Phänomene, die mit der Papillenregeneration verknüpft sind, können wir auch eine gewisse Vorstellung von der Natur dieser Oberflächenschicht gewinnen. Offenbar ist dieselbe durch die Wirkung des umgebenden Mediums auf die Cuticularsubstanz bedingt. Wir fanden nämlich, dass der Trichter, der sich beim Aufplatzen der Papillenanschwellung bildet, an-

fangs diese Schicht nicht hat, aber allmählich eine solche bekommt (vgl. oben p. 330).

Auch die bei der Papillenregeneration durch die Cuticularisierung des distalen Teiles des Papillenzweiges entstehenden Verdichtungsstreifen in der Cuticula müssen wohl strenggenommen als eine Art Struktur der Cuticula angesehen werden, wenn sie auch allem Anschein nach bloss temporär ist.

Über die Konsistenz der Cuticula konnte ich mir aus natürlichen Gründen nur auf indirektem Wege ein Urteil bilden. Sämtliche Beobachtungen deuten darauf hin, dass die Cuticula eine erstaunlich lose und plastische Konsistenz hat. Hierfür spricht vor allem folgendes: 1. Die Cuticula lässt sich sehr leicht schneiden. 2. Die Regeneration neuer Endanschwellungen an den Epidermispapillen setzt wahrscheinlich voraus, dass die Cuticula leicht von den wachsenden Zellen verdrängt werden kann. (Eine lokale Auflösung und Absorption der Cuticularsubstanz bei der Bildung einer neuen Endanschwellung ist wohl denkbar, aber kaum wahrscheinlich.) 3. Das Wachstum der Spicula, welches ganz und gar vor sich geht, während die Spicula völlig in der Cuticula eingeschlossen sind, und von der Basis aus bewirkt wird, zeigt, dass die Spiculaspitzen leicht in die Cuticula dringen können. 4. Die Abnutzungserscheinungen, die im Zusammenhang mit der Funktion der Epidermispapillen angedeutet wurden und denen unten spezielle Aufmerksamkeit gewidmet werden wird, zeigen, dass die Widerstandskraft der Cuticula gegen mechanische Einwirkung gering ist. — Wahrscheinlich darf man jedoch diese Auffassung von der Konsistenz der Cuticula nicht als allgemeingültig für die Solenogastren betrachten. Es könnte nicht verwundern, wenn z.B. die dünne Cuticula von *Chaetoderma* eine bedeutend festere Konsistenz hätte als die unerhört mächtige und mit tangential orientierten Spicula geradezu gespickte Cuticula der Proneomeniiden.

Als durchschnittlichen Wert für die Cuticuladicke dürfte man die Dicke an den Körperseiten im Mittelteil des Tieres betrachten können. Dieselbe beträgt ungefähr ein Viertel des Querschnittradius.

Regelmässige Abweichungen von diesem Wert zeigen anfangs die Rücken- und Bauchseite (Fig. 9 *A*). Auf der Rückenseite bildet die Cuticula zwei niedrige, aber auf dem Querschnitt deutlich sichtbare Leisten zu beiden Seiten der Mittellinie, an denen die Cuticuladicke den Mittelwert bedeutend übersteigt, sowie einen medianen Einschnitt zwischen den Leisten (vgl. oben p. 318), in dem die Dicke der Cuticula unter diesem Wert liegt. Ventral wird die Cuticula dünner und dann unmittelbar an der Bauchfurche wieder dicker. Ganz kontinuierlich verläuft diese Dickenveränderung der Bauchseite nicht. Wie Fig. 9 *A* zeigt, sieht die Cuticula zu beiden Seiten der Bauchfurche wie plan abgeschliffen aus.

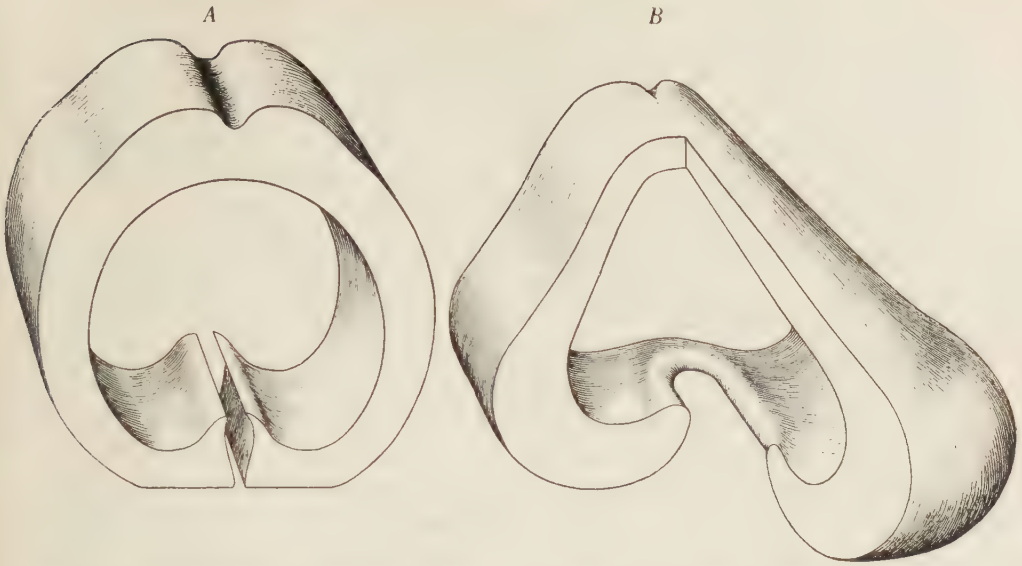

Fig. 9. *Proneomenia antarctica.* Stücke der Cuticula des spiculatragenden Integumentes: *A* aus der Mittelregion, *B* aus dem Vorderende des Tieres. — 14 x.

Konstante Abweichungen vom Normalwert finden sich auch am Vorderende des Tieres (Fig. 9 *B*). Dorsal und lateral ist die Cuticula hier bedeutend dünner als an den Körperseiten im Mittelteil des Tieres. Um die Atriumöffnung ist sie dagegen stark verdickt und bildet den auch im Äusseren hervortretenden hufeisenförmigen Wulst (vgl. oben p. 318).

Diese Dickenvariationen scheinen sich bis zu gewissem Grade erklären zu lassen. So ist es bemerkenswert, dass das Epithel unmittelbar unter den beiden dorsalen Leisten sowie unter dem hufeisenförmigen Wulst am Vorderende besonders kräftig ist. (Das Epithel ist hier ungefähr doppelt so hoch als normal.) Es scheint deshalb ziemlich auf der Hand zu liegen, dass diese Dickenvariationen auf einer grösseren Arbeitsintensität der darunterliegenden Epidermiszellen beruhen. Was den dorsalen Einschnitt betrifft, so kann er natürlich teilweise durch die Lage zwischen den beiden Leisten erklärt werden, aber hierzu kommt sicher noch eine andere Ursache. Die Epidermispapillen sind hier in der Mittellinie des Körpers so stark angehäuft, dass die Cuticularsubstanz zwischen den Endanschwellungen auf ein dünnes Maschenwerk reduziert ist. Deshalb scheint es mir klar zu sein, dass der Einschnitt in der Cuticula auch durch das Aufplatzen und Degenerieren dieser Papillenanschwellungen bedingt ist. Die Reste der Cuticula, die dabei zurückbleiben, müssen nämlich äusserst vergängliche Gebilde sein und ihr Verschwinden gleichbedeutend mit der Entstehung einer Rinne in der Cuticula.

Auf solchen inneren Ursachen dürfte jedoch nicht die Abnahme nach der Bauchseite beruhen, sondern sich vielmehr durch den gegen die Bauchseite hin zunehmenden Abnutzungseffekt erklären. Dass die Cuticula unmittelbar an der Bauchrinne wieder dicker wird, steht auch hiermit in Einklang, da sich das spiculatragende Integument an der Bauchrinne sanft nach innen biegt. Hierdurch wird der Teil der Cuticula, der unmittelbar an der Bauchrinne liegt, vor Abnutzung geschützt.

Man könnte vielleicht einwenden, dass, wenn die Abnutzung die Ursache wäre, dass die Cuticula gegen die Bauchseite hin dünner wird, die Folge sein müsste, dass die Cuticula allmählich auf der Bauchseite ganz abgenutzt werden würde. Hierauf ist jedoch zu erwidern, dass wir nichts darüber wissen, wie rasch die Abnutzung wirkt, und dass möglicherweise eine stärkere Cuticulabildung einsetzt, wenn ein gewisses Minimum der Dicke erreicht ist. Es würde mir recht natürlich erscheinen, dass die stärkeren Druckimpulse, welche die Epidermiszellen treffen müssen, wenn diese nicht von einer so dicken Cuticula geschützt werden, dieselbe zu lebhafterer Tätigkeit stimulierten.

Selbstverständlich ist es eine sehr heikle Sache, sich darüber zu äussern, welche biologische Bedeutung die erwähnten Variationen der Cuticuladicke haben können, um so mehr, als uns die Lebensweise des Tieres vollständig unbekannt ist. Was die Verschiedenheiten betrifft, die ihre Ursache in verschieden starker Abnutzung der Cuticula haben, ist es klar, dass sie überhaupt keine Bedeutung zu haben brauchen. Dasselbe dürfte sich von der dorsalen Rinne sagen lassen, die eine Folge des Aufspringens der Epidermispapillen ist. Jedoch darf man wohl auch damit rechnen, dass eine ventral dünnere Cuticula von Vorteil ist, wenn sich das Tier zusammenrollen muss (sei es zum Schutz, oder um, wie es die Solenogastren oft zu tun pflegen, auf Cnidarien zu klettern). Die Gebilde dagegen, welche durch effektiver arbeitende Epidermiszellen hervorgerufen werden (also der hufeisenförmige Wulst am Vorderende und die beiden Leisten auf dem Rücken), müssen jedoch wahrscheinlich eine gewisse biologische Bedeutung haben. Hierüber lässt sich indes bloss sagen, dass der hufeisenförmige Wulst am meisten den Eindruck macht, eine Art Puffer zu sein, und dass die beiden Leisten vermutlich ein besonderer Schutz für die wohl vor allem schutzbedürftige Rückenseite sind.

d. Die Spicula.

Beim Studium der Form und Anordnung der Spicula scheint man bisher bloss die Spicula, die durch Lauge von der umgebenden Cuticula befreit worden waren, sowie die von ihnen hinterlassenen Hohlräume bei entkalktem Material untersucht zu haben. Auf diesem Wege kann man

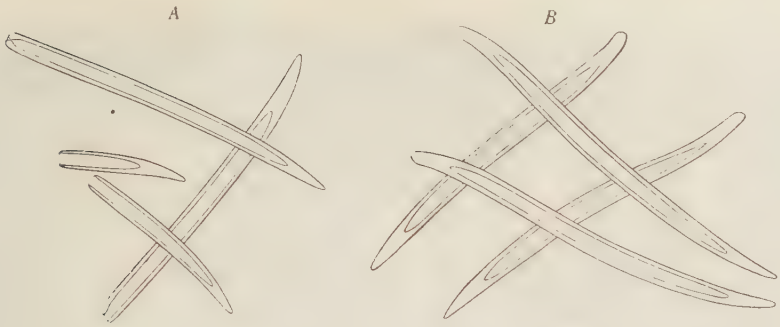

Fig. 10. *Proneomenia antarctica.* Form und Anordnung der Tangentialspicula: *A* in niedrigen, *B* in mittleren Niveaus der Cuticula. — Ungefärbte Horizontalschnitte der Cuticula. — 300 x.

jedoch nicht zu voller Klarheit gelangen. Die Hohlräume sind nämlich durchaus nicht eine genaue Abbildung der Spicula, und dieser Nachteil macht sich besonders bemerkbar, wenn es sich um verschiedene Entwicklungsstadien der letzteren handelt.

Um grössere Sicherheit in diesem Punkt zu gewinnen, habe ich nicht entkalktes Material in relativ dicke Schnitte (20, 30 und 40 μ) zerlegt, die Schnitte in Toluol durchsichtig gemacht und sie in Caedax untersucht. Dabei blieben die Spicula in völlig ausreichendem Grade unzerstört und traten trotz der noch vorhandenen Cuticula ebenso deutlich hervor, wie wenn diese entfernt worden wäre. Auf Schnitten, welche das Tier tangential und sukzessiv tiefer trafen, konnten die Tangentialspicula in bekannten Niveaus studiert werden, und auf Längsschnitten, die in der Nähe der Sagittalebene des Tieres verliefen, konnte man eine richtigere Auffassung von den Radiärspicula in verschiedenen Lagen erhalten.

Die mächtige Cuticula ist vollständig von Tangentialspicula (Fig. 10) durchsetzt. Diese sind bloss in der Hauptsache parallel zur Epidermis orientiert. Im allgemeinen sind sie etwas nach aussen gerichtet. Von oben gesehen sind sie in allen Niveaus in zwei zueinander etwa rechtwinkligen Systemen angeordnet.

In den mittleren und höchsten Niveaus (Fig. 10 *B*) haben die Tangentialspicula eine mittlere Länge von reichlich 150 μ und eine durchschnittliche Dicke von 11 μ. An dem einen Ende sind sie stumpf, am andern spitz. In der Regel sind sie schwach S-förmig gebogen, doch kommen auch einfach gebogene und gerade Formen vor. Ferner haben sie einen zentralen, leeren Kanal, der eine Weite von etwa 6 μ hat und ungefähr 18 μ von dem spitzen Ende sowie etwas näher dem stumpfen endet. Namentlich in letzterer Beziehung bestehen recht grosse Variationen.

In den unteren Niveaus finden sich Tangentialspicula, die kürzer (oft

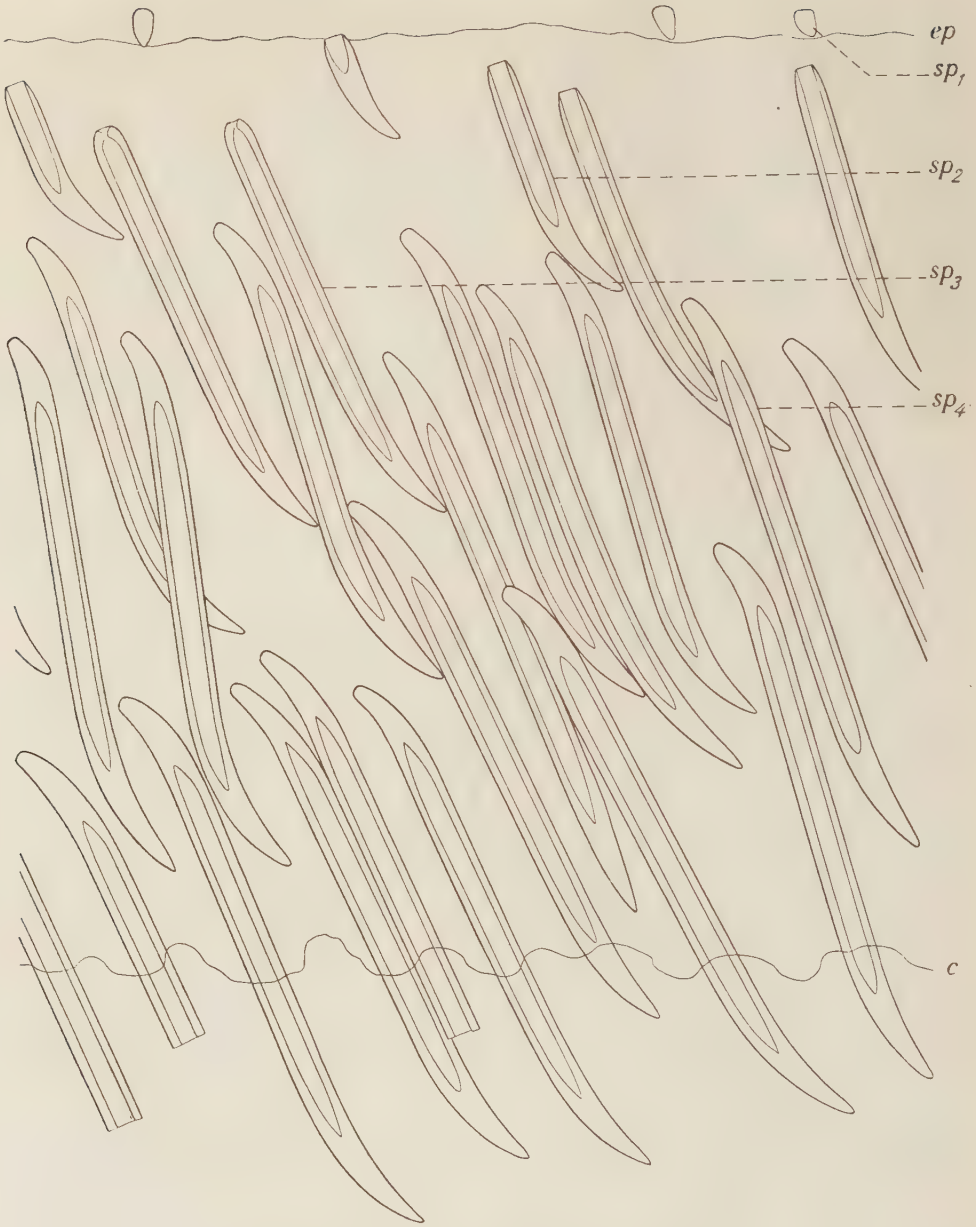

Fig. 11. *Proneomenia antarctica.* Form und Anordnung der Radiärspicula. *ep* Oberfläche der Epidermis, *c* Oberfläche der Cuticula, sp_1 intrazellulares Spiculum, sp_2 — sp_4 extrazellulare Spicula in verschiedenen Stadien ihrer Bildung. — Ungefärbter Längsschnitt in der Nähe der Bauchfurche. 300 x.

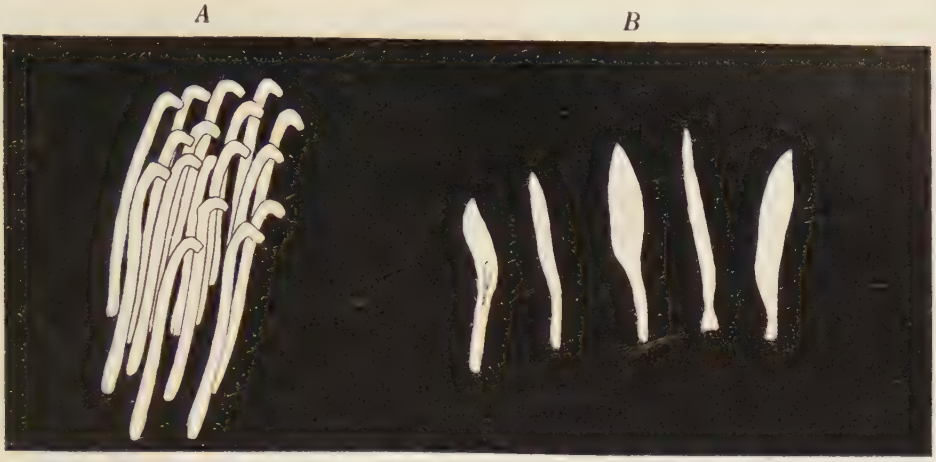

Fig. 12. *Proneomenia antarctica*. *A* hakenförmige, *B* blattförmige Spicula. — Ungefärbte Stücke der Cuticula in der Nähe der Kloakenöffnung. 300 x.

bedeutend) sind und denen der solide Teil des stumpfen Endes fehlt (Fig. 10 *A*). Der Kanal läuft deshalb an diesem Ende weit offen aus. In den Niveaus von 30—60 μ schliesst sich der Kanal allmählich, und weiter oben in der Cuticula ist das solide Endstück voll ausgebildet. Hieraus geht deutlich hervor, dass die Spiculumbildung am spitzen Ende des Spiculums beginnt, nach dessen stumpfem Ende fortschreitet und so lange weitergeht, bis das Spiculum durch den Cuticulastrom in einen Abstand von 50—60 μ von der Epidermis gelangt ist.

Die Radiärspicula (Fig. 11) findet man im allgemeinen recht sparsam ringsherum in der Cuticula. In einer schmalen Zone zu beiden Seiten der Bauchrinne treten sie jedoch überaus zahlreich auf und kommen hier auch allein vor. Strenggenommen verdienen auch diese Spicula ihren Namen eigentlich nicht, sie sind nämlich konsequent vom Perpendikel der Körperachse ungefähr 20° nach hinten gebogen.

Hinsichtlich der Form stimmen die Radiärspicula in wesentlichen Beziehungen mit den Tangentialspicula überein. Wie diese sind sie also nadelförmig mit einem spitzen distalen und einem stumpfen proximalen Ende, zeigen in der Regel eine schwach S-förmige Biegung und enthalten einen Zentralkanal. Jedoch übertreffen sie die Tangentialspicula bedeutend an Grösse. Mit einer mittleren Länge von 260 μ sind sie etwa 70 % länger als diese, und die übrigen Dimensionen sind dementsprechend. Wie es bei den Tangentialspicula der Fall ist, sind die am tiefsten gelegenen Radiärspicula sowohl kürzer als auch am proximalen Ende offen, weshalb es wahrscheinlich ist, dass sie in gleichartiger Weise gebildet werden wie jene.

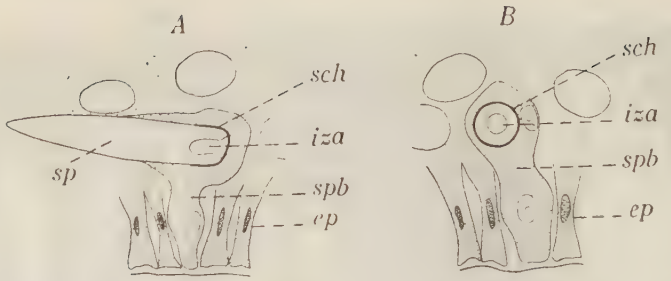

Fig. 13. *Proneomenia antarctica.* Bildung der Tangentialspicula (Übergang von der intrazellularen zur extrazellularen Phase). Bildungsapparat: *A* längsgetroffen, *B* quergetroffen vom Schnitt. *ep* Epidermis propria, *iza* intraspicularer Cuticulazapfen, *sch* eosinophile Schicht, *sp* Spiculum, *spb* spiculumbildende Zelle. — Häm.-Eosin. 1200 x.

Hakenförmige Spicula (Fig. 12 *A*) treten, wie THIELE es bei anderen Proneomeniiden angegeben hat, in je einer Gruppe zu beiden Seiten der Kloake auf. Auch blattförmige Spicula kommen vor (Fig. 12 *B*), aber während THIELE behauptet, dass sie sich längs der ganzen Bauchrinne finden, konnte ich sie bei *Proneomenia antarctica* bloss in der Nähe der hakenförmigen Spicula bemerken. Die hakenförmigen Spicula sind immer, die blattförmigen in der Regel ganz solid. Ausnahmsweise sieht man blattförmige Spicula, die einen kleinen Hohlraum besitzen.

Über das allererste Auftreten der Spicula haben wir schon bei Beschreibung der Epidermis propria gesprochen (p. 320). Wir sagten dort, dass gewisse Epidermiszellen auf Schnitten von entkalktem Material einen distinkten Hohlraum aufwiesen, der mit gutem Grund als der von einem kleinen intrazellularen Spiculum hinterlassene Raum angesehen werden könne. Mein weiteres Studium der Spiculumbildung hat diese Annahme bestätigt.

Im nächsten Stadium der Spiculumentwicklung (Fig. 13) hat sich die spiculumbildende Zelle verlängert, so dass sie ein Stück über die andern Epidermiszellen hervorragt. Gleichzeitig ist das Spiculum länger geworden und hat sich gedreht, so dass es nun fast rechtwinklig vom distalen Teil der Bildungszelle absteht. Zuweilen sieht man zwei Kerne in der Bildungsapparat, weshalb es wahrscheinlich ist, dass die Zelle sich schon in diesem Stadium in zwei geteilt hat: die eigentliche Bildungszelle und eine Zelle, die in der Epidermis steckt.

In diesem Stadium weiss man kaum, ob man das Spiculum als eine intrazellulare oder als eine extrazellulare Bildung bezeichnen soll. Wahrscheinlich repräsentiert das Stadium gerade den Übergang von der einen zur andern Phase des Prozesses der Spiculumbildung. Der distale Teil der Bildungszelle gleicht zwar einem Becher, der das Spiculum vom proxima-

len Ende umfasst, aber der Zellbecher ist kein niedriger Becher mit abgerundetem Rand, wie man ihn bisher im allgemeinen beschrieben hat, sondern schmiegt sich den Spiculumseiten weit nach oben an. Er zeigt m. a. W. keine deutliche Begrenzung nach oben, sondern verliert sich gleichsam längs den Spiculumseiten. Man kann sich deshalb ebensogut vorstellen, dass sich das Spiculum noch ganz und gar innerhalb der Bildungszelle befindet, deren Wand stark ausgedehnt ist, wie, dass die Spiculumspitze ausserhalb derselben liegt. Später, wenn das Spiculum etwas länger geworden ist, zieht sich der Rand des Zellbechers zurück und rundet sich ab.

Schon in dem soeben geschilderten Übergangsstadium treten zwei sehr interessante Strukturen auf. Die eine besteht in einer distinkten, meist gleichmässig dicken Schicht in der Kontaktzone zwischen der Spiculumbasis und der Bildungszelle (Fig. 13 *sch*), die andere ist ein kleiner Zapfen, der im Boden des Zellbechers ausserhalb der genannten Schicht sitzt und folglich ein kurzes Stück in den zentralen Teil des Spiculums eindringt (Fig. 13 *iza*). Die beiden Gebilde gleichen einander darin, dass sie aus einer homogenen Substanz bestehen, aber sie unterscheiden sich deutlich hinsichtlich der Färbbarkeit. Während sich der Zapfen wie die Körpercuticula mit EHRLICHs Hämatoxylin und Eosin schwach violett färben lässt, ist die Schicht um die Spiculumbasis ausgesprochen eosinophil. Im folgenden wird der Zapfen (um ihn von einem später in der Spiculumbildung auftretenden cuticularen Zapfen ausserhalb des Spiculums zu unterscheiden) als der intraspiculare Zapfen und die Schicht als die eosinophile Schicht bezeichnet.

Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass diese beiden Gebilde zusammen dem entsprechen, was HEATH als eine einheitliche, cuticulare Bildung zwischen der Spiculumbasis und der kalkabscheidenden Zelle auffasst (vgl. oben p. 307). Nach HEATH besteht ja dieses Gebilde anfangs in einer gleichmässig dicken Schicht, bekommt aber später eine äussere knospenförmige Erhebung im zentralen Teil (was übrigens recht schwer zu erklären sein dürfte). Wegen der verschiedenen Färbungsreaktionen muss ich indes die Schicht und den Zapfen als zwei verschiedene Gebilde betrachten. Nur der Zapfen hat dieselben Eigenschaften wie die gewöhnliche Cuticula der Solenogastren. Woraus die Schicht besteht, ist schwerer zu sagen. Mit Sicherheit können wir einstweilen bloss feststellen, dass sie nicht aus derselben Substanz besteht wie der Zapfen.

HEATHs Annahme, dass der intraspiculare Zapfen die Ursache der Entstehung des Spiculumkanals ist, indem er die Kalklieferung an den zentralen Teil des Spiculums verhindert, ist natürlich und steht völlig im Einklang mit meinen Beobachtungen bei *Proneomenia antarctica*. Sowohl in bezug auf Form und Lage als hinsichtlich der Zeit seines Auftretens im

spiculumbildenden Prozess stimmt der Zapfen genau mit der Bildung des Spiculumkanals überein.

Wenn dieser Gedankengang richtig ist, erscheint es mir sehr unwahrscheinlich, dass auch die eosinophile Schicht eine cuticulare Bildung ist. Wenn nämlich ein cuticularer Zapfen die Beförderung von Kalk aus der Bildungszelle nach dem Spiculum erschwert, muss wahrscheinlich eine cuticulare Schicht dasselbe tun, wenn auch in geringerem Grade. Es muss indes als höchst unwahrscheinlich angesehen werden, dass sich ein solches Hindernis in dem spiculumbildenden Apparat ausgebildet haben sollte. Für am wahrscheinlichsten halte ich es, dass die eosinophile Schicht ein sichtbarer Ausdruck der sekretorischen Tätigkeit der Bildungszelle ist.

Von der Zelle, die sich nach HEATH in einem frühen Stadium der Spiculumbildung zwischen der Spiculumbasis und der kalkabsondernden Zelle befinden und dort Anlass zur Entstehung der eben erwähnten Gebilde geben soll, habe ich keine Spur gesehen. Jedoch wage ich deshalb die Existenz dieser Zelle nicht kategorisch zu bestreiten, und zwar um so weniger, als man sich schwer denken kann, dass die eigentliche spiculumbildende Zelle während einer gewissen Zeit die doppelte Funktion übernehmen sollte, Kalk abzusondern (im peripheren Teil des Inneren des Zellbechers) und Cuticularsubstanz zu bilden (im zentralen Teil des Zellbecherbodens). Das Auftreten dieser Zelle in dem spiculumbildenden Prozess kann denkbarerweise auch von sehr kurzer Dauer sein, weshalb es möglich ist, dass sie in keinem der Stadien der Spiculumbildung vorkommt, die in meinen Präparaten vertreten sind. Möglich ist auch, dass der intraspiculare Zapfen dieser Zelle entspricht, die in ihrer Gesamtheit cuticularisiert worden ist.

Dass die eosinophile Zwischenschicht von irgendeiner akzessorischen Zelle gebildet wird, scheint dagegen sehr unwahrscheinlich.

Auch Zellen, »slender in form, indistinct in outline», welche nach HEATH (vgl. oben p. 307) die kalkabscheidende Zelle umgeben sollen, konnte ich nicht entdecken, ebensowenig »a delicate cuticular sheath», welche diese Zellen um das Spiculum bilden sollen. Was die letztgenannte Bildung betrifft, halte ich es nicht für unwahrscheinlich, dass es die ausgedehnte Wand der Bildungszelle beim Übergang von der intrazellularen zur extrazellularen Phase war, welche HEATH gesehen und fehlgedeutet hat.

Auch über die Bildung der Radiärspicula konnte ich Beobachtungen machen. Diese sind zwar unvollständig, da die früheren Stadien der extrazellularen Phase der Spiculumbildung nicht angetroffen werden konnten, aber sie sind wertvoll, weil die vorhandenen Stadien besonders deutlich und von derselben Art wie bei den Tangentialspicula sind. Auch hier kann man (Fig. 14 *A, B, C* und Fig. 15 *1, 2, 3*) im Bildungsapparat eine einzige Bildungszelle (*spb*), welche die Spiculumbasis becherförmig umfasst, eine

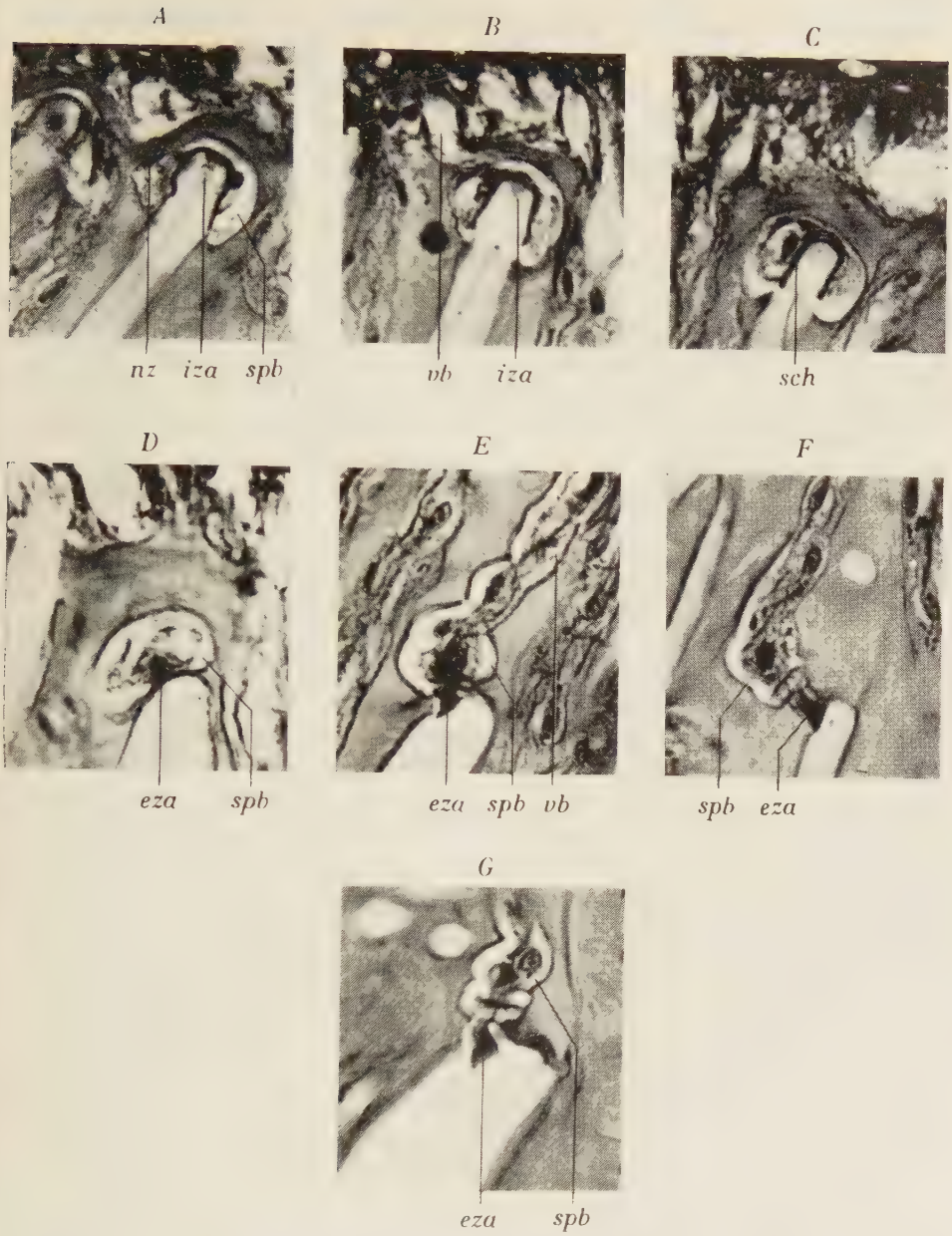

Fig. 14. *Proneomenia antarctica.* Bildungsapparat der Radiärspicula. *A*—*F* nacheinander folgende Stadien, *G* modifizierte Bildungszelle. *eza* extraspicularer Cuticulazapfen, *iza* intraspicularer Cuticulazapfen, *nz* Nebenzelle, *sch* eosinophile Schicht, *spb* spiculumbildende Zelle, *vb* Verbindungsstrang zwischen der Bildungszelle und der Epidermis propria. — Häm.-Eosin. 600 x.

eosinophile Schicht (*sch*) und einen intraspicularen Cuticulazapfen (*iza*) unterscheiden.

In einer Beziehung weicht indes der Bildungsapparat der Radiärspicula von dem der Tangentialspicula ab. Um die Stelle, wo sich der Zellstrang von der Epidermis propria an der becherförmigen Bildungszelle befestigt, kann man einige kleine, abgeplattete, dicht an die Bildungszelle gedrückte Zellen beobachten (Fig. 14 *A, B, C* und Fig. 15 *1, 2, 3 nz*). Mit der Spiculumbildung selbst können sie nichts zu tun haben, dazu liegen sie zu weit vom Spiculum entfernt. Ebenso ist es nach ihrer Lage klar, dass sie keine solche akzessorische Funktion haben, wie sie HEATH den kleineren Zellen um die kalkabscheidende Zelle der Tangentialspicula zuschreibt. Dies geht auch aus HEATHS Beschreibung des Bildungsapparats der Radiärspicula hervor, in der er kategorisch das Vorkommen anderer Elemente als der kalkabsondernden Zelle bestreitet (vgl. oben p. 307). In einem späteren Stadium der Spiculumentwicklung verschwinden diese Zellen (Fig. 14 *D* und 15 *4*).

Wenn es auch unmöglich ist festzustellen, welche Bedeutung diese kleinen Zellen haben, so erscheinen sie mir doch jedenfalls interessant. Sie lenken nämlich die Gedanken auf den Bildungsapparat bei *Proneomenia sluiteri* und die über dessen Arbeitsweise geführte Diskussion (vgl. oben p. 306). Dort konnte ja mit Sicherheit konstatiert werden, dass der Becher, der die Spiculumbasis umgibt, aus mehreren, augenscheinlich gleichwertigen Zellen besteht. Der Bau des Bildungsapparats bei *Proneomenia antarctica* scheint entschieden THIELES Ansicht zu stützen, dass in dem mehrzelligen Becher von *Proneomenia sluiteri* bloss eine Zelle als Spiculumbildner fungiert. Dass es sich bei *Proneomenia antarctica* so verhält, geht aus der Anordnung der Zellen hervor, und die Annahme liegt daher nahe, dass die kleinen Zellen bei dieser Art den nach THIELE funktionslosen Zellen bei *Proneomenia sluiteri* entsprechen. Es würde sich m. a. W. um Zellen handeln, die in Reduktion begriffen sind. Die Verhältnisse bei *Proneomenia sluiteri, Proneomenia antarctica* und den von HEATH untersuchten Proneomeniiden können also als drei verschiedene Stadien dieser Rückbildung angesehen werden. Bei den letztgenannten ist die Rückbildung vollständig, und *Proneomenia antarctica* repräsentiert ein Zwischenstadium.

Bei den Radiärspicula kann man auch die Endphase der Spiculumbildung studieren. Gleichzeitig mit der Rückbildung des intraspicularen Cuticulazapfens verengert sich der Spiculumkanal (Fig. 14 *B*, 15 *2*), und bei der Bildung des letzten, soliden Teils des Spiculums ist der Zapfen ganz verschwunden (Fig. 14 *C* und 15 *3*). Dagegen bleibt die eosinophile Schicht die ganze Zeit über bestehen. Durch diese Beobachtungen erhält sowohl die Annahme, dass der intraspiculare Zapfen die

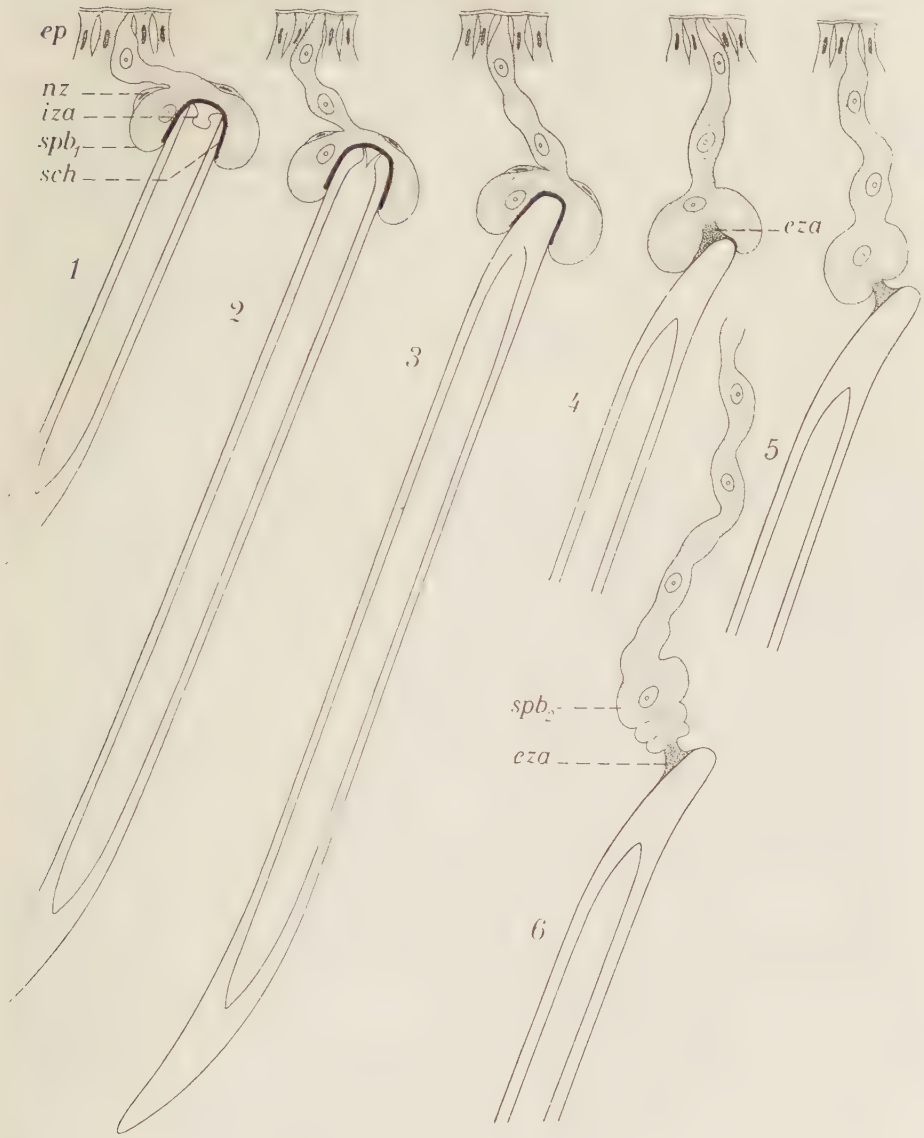

Fig. 15. *Proneomenia antarctica.* Bildung der Radiärspicula. Sechs nacheinander folgende Stadien. Spiculapräparate und gewöhnliche Schnitte kombiniert. *ep* Epidermis propria, *eza* extraspiculärer Cuticulazapfen, *iza* intraspiculärer Cuticulazapfen, *nz* Nebenzelle, *sch* eosinophile Schicht, spb_1 spiculumbildende Zelle, spb_2 modifizierte Bildungszelle. — Häm.-Eosin. 600 x.

Kalklieferung an den zentralen Teil des Spiculums verhindert, als auch die, dass die eosinophile Zwischenschicht irgendwie mit der Kalkabscheidung in Zusammenhang steht, eine starke Stütze.

Allmählich verändert die Bildungszelle ihre Form. Der Becher wird immer flacher (Fig. 14 *D* und 15 *4*), und zuletzt gleicht die Bildungszelle einer Blase (Fig. 14 *E* und 15 *5*). Aber diese Veränderung verläuft nicht ganz genau in terminaler Richtung. Während ihrer Formveränderung zieht sich die Bildungszelle vielmehr mehr und mehr auf die Seite des Spiculums hinüber, die dem Hinterende des Tieres zugekehrt ist. Die rundliche Form entsteht also nicht in der Weise, dass sich der Becherrand ringsherum gleich weit zurückzieht, sondern dadurch, dass er sich bloss auf der Seite des Spiculums zurückzieht, die nach dem Vorderende des Tieres gerichtet ist.

Gleichzeitig mit dieser Formveränderung tritt in der Zelle ein zapfenförmiges Gebilde auf, das sich von der Kontaktstelle zwischen der Zelle und dem Spiculum recht tief in das Plasma der Zelle erstreckt (Fig. 14 *D* und 15 *4 eza*). Dieser Zapfen besteht aus einer homogenen Substanz, die von EHRLICHs Hämatoxylin und Eosin kräftig violett gefärbt wird. Er scheint also eine cuticulare Bildung zu sein, obgleich er dichter oder wenigstens kräftiger färbbar ist als die gewöhnliche Körpercuticula. Im Unterschied zu dem früher behandelten Cuticulazapfen nenne ich dieses Gebilde den extraspicularen Cuticulazapfen.

Infolge der Zurückziehung der Bildungszelle von der kranialen Seite der Spiculumbasis hört die Kalklieferung aus dieser Richtung auf, und durch den extraspicularen Cuticulazapfen an der kaudalen Seite der Spiculumbasis wird die Kalkzufuhr aus der entgegengesetzten Richtung verhindert. Die einzige Stelle, wo die Bildungszelle noch in normalem Kontakt mit dem Spiculum steht und wo noch Kalk nach dem Spiculum gebracht werden kann, ist deshalb dessen äusserstes Ende (Fig. 14 *D* und 15 *4*). Bald verliert indes die Bildungszelle den Kontakt mit dem Spiculum auch hier, und gleichzeitig zieht sie sich auch von der kaudalen Seite der Spiculumbasis zurück (Fig. 14 *E* und 15 *5*). Hier bleibt sie jedoch indirekt in Verbindung mit dem Spiculum, da der extraspiculare Cuticulazapfen sich nicht vom Spiculum löst, wodurch er aus der Bildungszelle herausgezogen und zu einem Verbindungsstück zwischen dieser und der Seite der Spiculumbasis wird.

Je weiter das nun fertige Spiculum mit dem Cuticulastrom nach der Oberfläche wandert, um so länger wird der zellulare Verbindungsstrang (*vb*) zwischen der Epidermis propria und dem Spiculum. Durch dieses Fortbestehen nach Abschluss der Spiculumbildung unterscheidet sich der Bildungsapparat der Radiärspicula in bemerkenswerter Weise von dem

der Tangentialspicula, der unmittelbar nach Erfüllung seiner Aufgabe degeneriert und sich in gewöhnliche Cuticularsubstanz umwandelt.

Interessant ist auch die schliessliche Ausbildung der Terminalzelle. Diese wird nämlich mit zwei ringsherum verlaufenden Einschnürungen ausgestattet, so dass man erst den Eindruck gewinnt, sie habe sich in drei aufeinander gestapelte, plattenförmige Zellen geteilt (Fig. 14 *G* und 15 *6*). Das ganze Gebilde hat jedoch bloss einen Kern, weshalb es sich sicher nur um eine einzige, aber ungewöhnlich geformte Zelle handelt. Diese Form ist charakteristisch für die Endzelle aller spiculumbildenden Apparate nach abgeschlossener Spiculumbildung.

Von allen hier geschilderten Einzelheiten bei Bildung der Tangential- und Radiärspicula bei *Proneomenia antarctica* sind die beiden folgenden in all ihrer Einfachheit die wichtigsten.

1. Die Radiär- und Tangentialspicula werden — im geraden Gegensatz zu dem, was HEATH bei andern Proneomeniiden behauptet — prinzipiell in derselben Weise gebildet.
2. Die Bildung dieser Spicula stimmt grundsätzlich mit der sonst gewöhnlichen Auffassung von der Spiculumbildung bei den Solenogastren überein, d.h. sie ist ganz und gar das Resultat der Arbeit einer einzigen Zelle.

Die Bildung der hohlen Tangential- und Radiärspicula ist nur dadurch kompliziert, dass der Zentralkanal ein temporär auftretendes sekretionshemmendes Element (den intraspicularen Cuticulazapfen) voraussetzt.

Die Bedeutung der Spicula scheint mir eine mehrfache zu sein. Wahrscheinlich sind sie ein Schutz für das Tier, was wohl früher allgemein angenommen worden ist. Ferner kann man annehmen, dass sie dazu beitragen, die mächtige, aber relativ lockere Cuticularsubstanz zusammenzuhalten. Insbesondere die Tangentialspicula können ja wegen ihrer Form und Anordnung mit den Eisendrähten in armiertem Beton verglichen werden. Endlich kann man mit SIMROTH (1892—94, p. 157) annehmen, dass die Radiärspicula Berührungsimpulse durch die dicke Cuticula vermitteln. SIMROTH führt keine Belege für diese Annahme an, aber bei *Proneomenia antarctica* kann man auf einige Organisationszüge hinweisen, welche für die Richtigkeit derselben sprechen. Das Fortbestehen des Bildungsapparats in modifizierter Form nach Abschluss der Spiculumbildung ist ein Argument, denn es deutet darauf hin, dass der Bildungsapparat nicht funktionslos geworden ist, sondern einen Funktionswechsel durchgemacht hat. Wäre er nach beendigter Spiculumbildung bedeutungslos, so würde er wahrscheinlich wie der Bildungsapparat der Tangentialspicula degenerieren. Ferner hat die Endzelle des modifizierten Bildungsapparats einen Bau und eine Anordnung im Verhältnis zum Spi-

culum, die Anpassungen an die Bewegungen zu sein scheinen, welche die Spiculumbasis ausführen muss, wenn die freie Spiculumspitze berührt wird. Da die Endzelle quergeringelt, d.h. wie ein Harmonikabalg gebaut ist, kann sie wahrscheinlich, ohne verletzt zu werden, herausgezogen und zusammengeschoben werden, und da sie an der Spiculumbasis (durch den extraspicularen Cuticulazapfen) befestigt ist, muss sie die Bewegungen der Spiculumbasis mitmachen. Eine andere Funktion kann dem modifizierten Bildungsapparat wohl kaum zugeschrieben werden, als Berührungsimpulse von der Spiculumbasis nach der Epidermis propria zu leiten. Nervöse Elemente konnten allerdings in dem modifizierten Bildungsapparat nicht nachgewiesen werden. Es erscheint jedoch nicht unmöglich, sich die Leitung des Impulses nach der Epidermis propria in anderer Weise zu denken. Am einfachsten erscheint mir die Annahme, dass sich die Druckschwankungen, die in der Terminalzelle durch die Bewegungen der Spiculumbasis entstehen, auf hydraulischem Wege nach der Epidermis propria fortpflanzen. Physikalisch besteht ja die Verbindung nach dort in einer Flüssigkeit (dem Plasma), die in einem Rohr eingeschlossen ist (dem Kanal in der Cuticula, in dem der Bildungsapparat liegt).

C. Die Bauchfurche.

Proneomenia antarctica gehört zu den Solenogastren, die mit drei Falten in der Bauchfurche beschrieben werden (Fig. 16). Die mittlere Falte, die Hauptfalte (*hf*) ist niedriger und läuft in einen scharfen Rand aus, die lateralen (*äubl – ibl*) hängen tiefer herab und haben einen rundlichen Rand. Ferner unterscheiden sich die Hauptfalte und die Lateralfalten darin voneinander, dass das Epithel der ersteren ein kräftiges Stroma aus Bindegewebe mit reichlicher Einlagerung von Muskelfasern einschliesst (*str*), während die Lateralfalten fast ausschliesslich aus Epitheldupliкaturen bestehen. Meist scheinen die beiden Epithelblätter der letzteren direkt aneinander zu stossen. Bisweilen (besonders im vorderen Teil der Bauchfurche) trennen sie sich jedoch etwas voneinander. Dabei zeigt sich, dass auch die Lateralfalten Bindegewebe enthalten, wenn auch in sehr geringem Grade. Bloss basal am Eingang der Lateralfalten kann man etwas reichlicheres Bindegewebe und sogar einzelne Muskelfasern zwischen den beiden Epithelblättern bemerken.

Dank der hier ausserordentlich gut gelungenen Fixierung konnte das Integument der Bauchrinne bedeutend eingehender studiert werden, als es bei andern Solenogastren möglich gewesen zu sein scheint. Bisher hat man bloss schlecht und recht konstatiert, dass die Bauchfurche in ihrer Gesamtheit mit einem Flimmerepithel bekleidet ist. Meine Präparate von *Proneomenia antarctica* zeigen jedoch, dass sich das Integument der

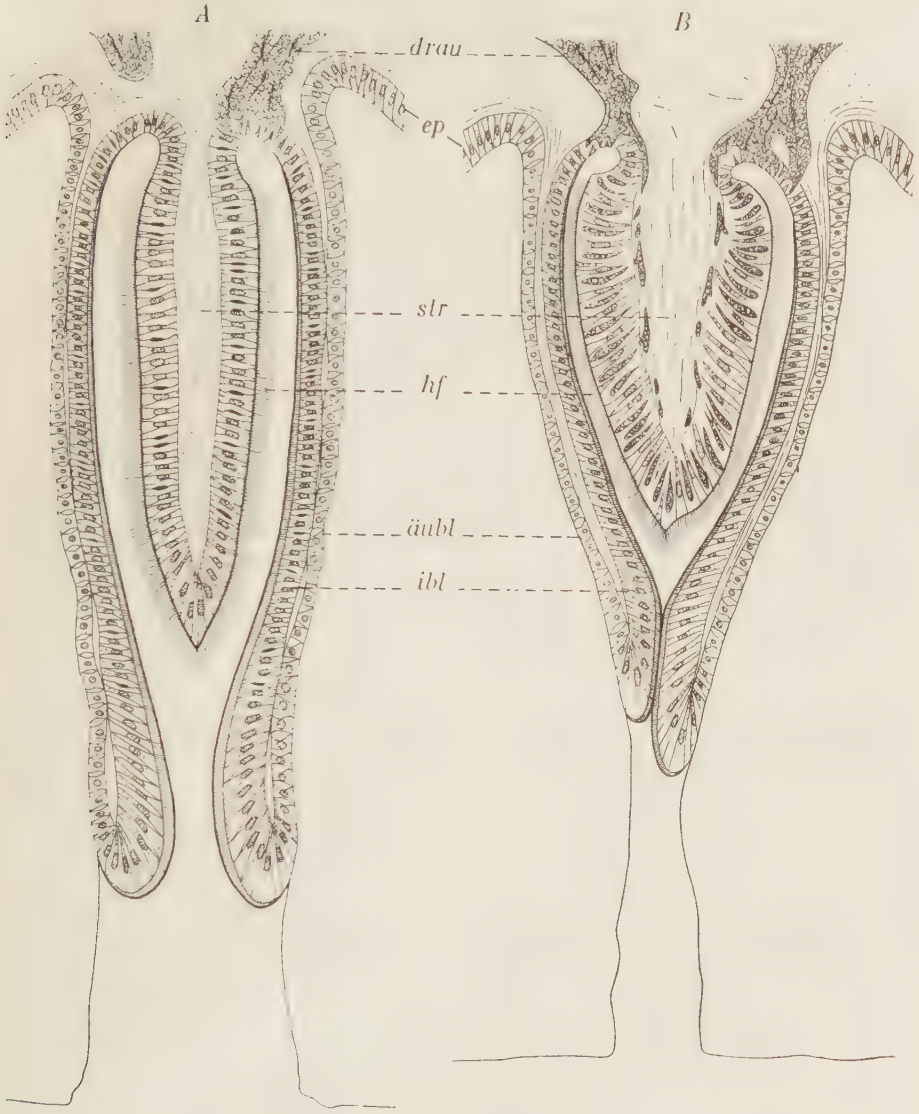

Fig. 16. *Proneomenia antarctica.* Querschnitte durch die Bauchfurche: *A* im mittleren, *B* im vorderen Teil der Furche. *äubl* äusseres Blatt der Lateralfalte, *drau* Ausführgänge der »hinteren Bauchdrüse», *ep* Epidermis propria des spiculatragenden Integumentes, *hf* Hauptfalte, *ibl* inneres Blatt der Lateralfalte, *str* Stroma aus Bindegewebe und Muskelfasern. — Häm.-Eosin. 375 x.

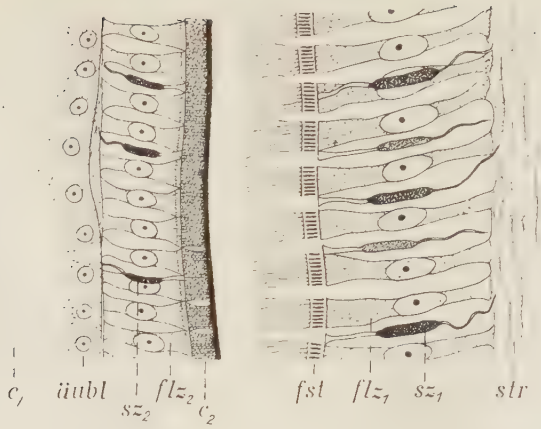

Fig. 17. *Proneomenia antarctica.* Detail eines Querschnittes durch die Bauchfurche. *äubl* äusseres Blatt der Lateralfalte, c_1 Cuticula des spiculatragenden Integumentes, c_2 cuticulaartige Bildung des inneren Blattes der Lateralfalte, flz_1 Flimmerzelle der Hauptfalte, flz_2 veränderte Flimmerzelle des inneren Blattes der Lateralfalte, *fst* Fussstücke der Cilien, *str* Stroma aus Bindegewebe und Muskelfasern der Hauptfalte, sz_1 Sinneszelle der Hauptfalte, sz_2 Sinneszelle des inneren Blattes der Lateralfalte. — Eisenhäm.-Pikrof. 1500 x.

Bauchfurche nicht so einfach abtun lässt. Hier sind nämlich das Epithel der Hauptfalte sowie das innere und das äussere Epithel der Lateralfalten alle drei wesentlich voneinander verschieden.

Im Epithel der Hauptfalte (Fig. 17) finden sich zwei Arten von Zellen: Flimmerzellen und solche, die ich als Sinneszellen aufgefasst habe.

Die erstgenannten (flz_1) sind hoch, stundenglasförmig und distal etwas weiter als proximal. Ihre Kerne sind oval, haben geringe Dichte und einen deutlichen Nucleolus. Da die Kerne, die in der Mitte der Zelle liegen, etwas voluminöser sind, als es die Zelle im übrigen in diesem Teil ist, so ist es wahrscheinlich, dass die Stundenglasform der Zellen durch Schrumpfung entstanden ist und dass die wirkliche Form zylindrisch oder prismatisch war.

Die Cilien, welche überall gut erhalten sind, haben gleichmässige Höhe und eine Länge, die ungefähr der halben Höhe des Zellkörpers entspricht. In Übereinstimmung mit SCHAFFERs Beschreibung verschiedener Flimmerzellentypen (1933, p. 55) kann man bei den Cilien folgende Teile unterscheiden:

1. Die Cilienwurzeln, welche bloss im distalen Teil des Zellkörpers sichtbar sind.

2. Die Blepharosomen (Blepharoblasten), die in der Zelloberfläche selbst zu liegen scheinen; durch ihre dichte Aneinanderlagerung bilden sie einen stärker färbbaren Saum.
3. Die Fussstücke der Cilien (*fst*), d.h. stäbchenförmige Anschwellungen am untersten freien Teil der Wimpern; zusammen bilden sie eine stärker färbbare, palisadenartige Schicht.
4. Die Bulbi, d.h. kugelförmige Anschwellungen unmittelbar ausserhalb der Fussstücke; wie die Blepharosomen bilden sie zusammen einen stärker färbbaren Saum.
5. Der distale, schwächer färbbare, längste Teil der Cilien.

Zwischen den Flimmerzellen finden sich grosse Interzellularräume. Im Gegensatz zu den Interzellularen im Epithel des spiculatragenden Integuments trennen sie die Zellen in ihrer ganzen Länge, also auch proximal und distal, so dass das Flimmerepithel mit einer durchlöcherten Wand verglichen werden kann. Eine Folge dieser Anordnung ist auch, dass die Cilien keinen zusammenhängenden Besatz bilden, sondern gleichhohe, voneinander getrennte Bündel.

Die anderen Zellen dieses Epithels sind sehr schmal und besitzen einen dichten, stäbchenförmigen Kern in einem erweiterten Teil der Zelle (sz_1). Distalwärts reichen sie bis in die Höhe der freien Fläche der Flimmerzellen (des Blepharosomensaumes), nach innen laufen sie in einen feinen Faden aus, der sich in dem subepithelialen Gewebe verliert. Eine Zelle mit diesem Bau kann nichts anderes sein als eine primäre Sinneszelle.

Im inneren Blatt der Lateralfalten können wir wie im Epithel der Hauptfalte hohe, stundenglasförmige Zellen (flz_2) und Zellen von der Art unterscheiden, die ich als primäre Sinneszellen aufgefasst habe (sz_2). Statt eines Cilienbesatzes haben indes die Zellen in den inneren Blättern der Lateralfalten eine cuticulaartige Oberflächendifferenzierung (c_2).

Eine genauere Untersuchung der letzteren ergibt, dass sie nicht von derselben Art ist wie die gewöhnliche Körpercuticula. Vielmehr gleicht sie der Cuticula im Mundschild von *Chaetoderma*, wie HOLMGREN diese beschrieben hat (vgl. oben p. 313). Sie besteht nämlich aus zwei Schichten: einer dünneren, stärker färbbaren, äusseren, in der keine Strukturen zu erkennen sind, und einer mächtigeren inneren, welche vertikal striiert ist. Wichtig ist ferner, dass die Grenze gegen die unterliegenden Zellen scharf ist, sowie dass die hohen, stundenglasförmigen Zellen in ihrem distalen Teil eine Reihe blepharosomenartige Körner und nach innen von diesen cilienwurzelartige Fibrillen aufweisen.

HOLMGRENS Annahme, dass die Mundschildcuticula von *Chaetoderma*

aus cuticularisierten und miteinander verklebten Cilien besteht, findet also auch auf das hier beschriebene Gebilde Anwendung.

Bei der Mundschildcuticula konnte diese Annahme nur auf die eben erwähnten cytologischen Strukturen gegründet werden. Hier wird sie ausserdem dadurch gestützt, dass die inneren Blätter der Lateralfalten in direktem Zusammenhang mit einem typischen Flimmerepithel (= Epithel der Hauptfalte) stehen und dass sie — abgesehen von der verschiedenartigen Oberflächendifferenzierung der Zellen — auch denselben Bau haben wie dieses Epithel.

Auch wenn das erwähnte Gebilde in der Bauchrinne spezifisch für *Proneomenia antarctica* sein sollte, wäre es doch auch dann von gewissem theoretischem Interesse. Es scheint nämlich zu zeigen, dass, wenn eine Cuticula in der Bauchrinne entsteht, sie eine Cuticula von ganz anderer Art ist als die gewöhnliche Körpercuticula. In ihrem Bau und wahrscheinlich auch in ihrer Entstehungsweise sind diese beiden Gebilde gänzlich voneinander verschieden (vgl. oben p. 309).

Wie erwähnt, gleicht die cuticulaartige Bildung der Lateralfalten der Mundschildcuticula auch darin, dass sie eine homogene Aussenschicht hat. Holmgrens Annahme, dass diese letztere selbständig und in ganz anderer Weise gebildet werde als der innere und mächtigere Teil der Cuticula (»ein wahres Absonderungsproduct»), ist aus früher (p. 313) angeführten Gründen unwahrscheinlich. Natürlicher scheint es mir anzunehmen, dass die Aussenschicht ebenso entstanden ist wie die Aussenschicht der gewöhnlichen Körpercuticula, d.h. durch Veränderung des äussersten Teils der Cuticularsubstanz unter dem Einfluss des Meerwassers. In beiden Fällen tritt die Verschiedenheit zwischen der Aussen- und der Innenschicht vor allem in der bedeutend grösseren Färbbarkeit der ersteren zutage. Es kann sowohl bei der Mundschildcuticula von *Chaetoderma* als bei dem fraglichen Gebilde von *Proneomenia antarctica* kaum verwundern, dass die fibrilläre Struktur dabei verlorengegangen ist.

Schliesslich kann darauf hingewiesen werden, dass das cuticulaartige Gebilde der Lateralfalten auch grosse Ähnlichkeit mit dem sog. Cuticularsaum der Epidermis der Cyclostomen aufweist, wovon mich Präparate von *Petromyzon* und *Myxine* im Zoologischen Institut in Uppsala überzeugt haben.

Den einfachsten Bau hat das äussere Blatt der Lateralfalten (*äubl*). Hier finden wir bloss eine Art Zellen, und zwar kubische oder platte, die einen runden (oder schwach ovalen) Kern von geringer Dichte und mit deutlichem Nucleolus enthalten.

Da diese Zellen nicht nur keinerlei Spuren aufweisen, dass sie Flimmerzellen waren, sondern auch innig mit der gewöhnlichen Körpercuticula verbunden sind, kann man die Frage aufwerfen, ob nicht das äussere

Blatt der Lateralfalten richtiger zu dem spiculatragenden Integument als zum Integument der Bauchfurche zu rechnen ist. Eine eingehendere Prüfung der histologischen Verhältnisse zeigt indes, dass diese Frage äusserst schwer zu beantworten ist. Es bestehen nämlich auch grosse Verschiedenheiten zwischen dem äusseren Blatt der Lateralfalten und dem Epithel des spiculatragenden Integuments.

Zunächst finden wir, dass den äusseren Blättern der Lateralfalten alle die speziellen Elemente fehlen, welche kennzeichnend für das Epithel des spiculatragenden Integuments sind: weder junge Spiculumbildner noch »Drüsenzellen» sind vorhanden, und es gehen auch keine Epidermispapillen von diesen Blättern aus. Alles dies könnte jedoch vielleicht auf Reduktionen oder darauf beruhen, dass die äusseren Blätter der Lateralfalten in einem weniger differenzierten Stadium stehengeblieben sind. Wichtiger ist deshalb die Feststellung, dass die Zellen in den äusseren Blättern der Lateralfalten auch von den Grundelementen im Epithel des spiculatragenden Integuments verschieden sind. Dies kommt nicht bloss in abweichender Form, sondern auch in abweichender Funktion zum Ausdruck.

Auf Grund der Anordnung der unmittelbar ausserhalb des äusseren Blattes gelegenen Epidermispapillen und Radiärspicula kann man feststellen, dass der Strom von Cuticularsubstanz parallel mit den Lateralfalten verläuft und dicht an ihnen hinstreicht. Wenn die Zellen in den äusseren Blättern der Lateralfalten in derselben Weise wie die gewöhnlichen Epidermispapillen Cuticularsubstanz bildeten, so würden sich die zunächstliegenden Papillen und die Radiärspicula (welche wie alle andern mit der Epidermis propria in Verbindung stehen) offenbar immer mehr nicht nur von der Epidermis propria, sondern auch von den Lateralfalten entfernen. Dies ist jedoch nicht der Fall. Vielmehr finden wir Epidermispapillen und Radiärspicula dicht an den Lateralfalten, und zwar sowohl an deren distalem als proximalem Teil.

Diese Beobachtungen beweisen jedoch nicht, dass die Zellen in den äusseren Blättern der Lateralfalten überhaupt nicht die Fähigkeit besitzen, Cuticularsubstanz zu bilden. Die Tatsache, dass die Zellen fest mit der gewöhnlichen Körpercuticula verbunden sind, scheint dafür zu sprechen, dass sie trotz allem Cuticularsubstanz bilden können, wenn auch in sehr geringem Grade. Die Cuticulabildung würde m. a. W. so unbedeutend sein, dass sie sich nicht durch eine Strömung zu erkennen gibt, aber ausreichen, um die Zellen an der gewöhnlichen Körpercuticula anzulöten. Für die Annahme, dass die Zellen Cuticularsubstanz bilden, spricht auch, dass die Begrenzung der Zellen gegen die Cuticula ziemlich diffus ist. Deshalb erscheint es wahrscheinlich, dass die Zellen hier wie im Epithel des spi-

Fig. 18. *Proneomenia antarctica.* Querschnitt durch die »hintere Bauchdrüse». *drau* Drüsenausführgänge, *drz* Drüsenzelle, *ep* Epidermis propria des spiculatragenden Integumentes, *hf* Hauptfalte der Bauchfurche, *lm* Längsmuskel, *trm* Transversalmuskel, *vn* ventraler Nervenstrang. — Eisenhäm.-Pikrof. 225 x.

culatragenden Integuments eine Cuticularisierung in ihrem distalen Teil durchmachen.

Hinsichtlich der äusseren Blätter der Lateralfalten können wir also folgendes feststellen. Während es nicht möglich war, irgendeine Ähnlichkeit zwischen den äusseren Blättern der Lateralfalten und dem typischen Bauchfurchenepithel zu entdecken, kann man auf eine gewisse, wenn auch wenig hervortretende Ähnlichkeit zwischen den äusseren Blättern der Lateralfalten und dem Epithel des spiculatragenden Integuments hinweisen. Dies kann bedeuten, dass die Grenze zwischen der Bauchfurche und dem übrigen Teil des Körpers in der Nähe des Übergangs vom inneren zum äusseren Blatt der Lateralfalten statt an der Basis des letzteren verläuft. Wenn dies richtig ist, muss natürlich der Begriff »Lateralfalte» einen anderen morphologischen Inhalt bekommen als bisher.

An der Übergangsstelle zwischen dem Epithel der Hauptfalte und dem inneren Blatt der Lateralfalten mündet die »hintere Bauchdrüse». Sowohl in ihrem Bau als in ihrer Anordnung im Verhältnis zur Bauchfurche (Fig. 16 und 18) stimmt diese in allem Wesentlichen mit den Beobachtungen früherer Autoren bei anderen Solenogastrenformen überein (vgl. oben p. 310). Nur ist hervorzuheben, dass man im vordersten Teil der eigentlichen Furche die Drüsenausführgänge nicht nur in den Winkeln

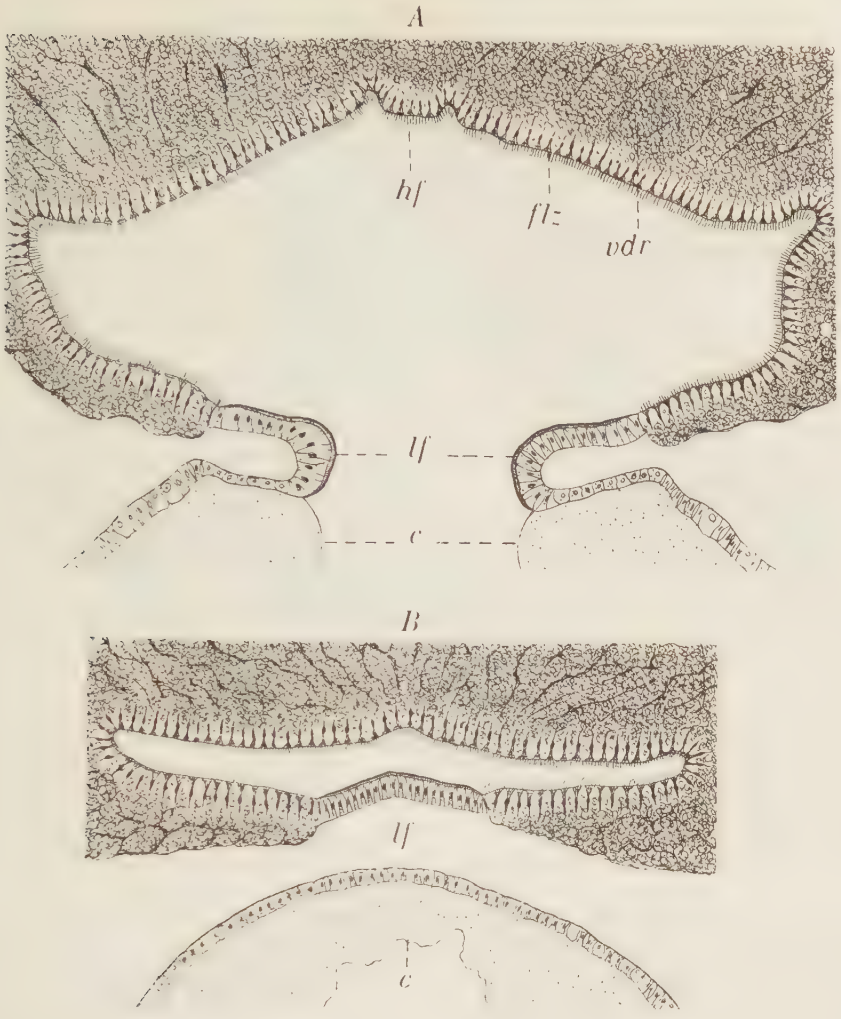

Fig. 19. *Proneomenia antarctica.* Querschnitte durch die Flimmerhöhle: *A* im mittleren, *B* im vorderen Teil der Höhle. *c* Cuticula des spiculatragenden Integumentes, *flz* Flimmerzellen, *hf* Fortsetzung der Hauptfalte der Bauchfurche, *lf* Fortsetzungen der Lateralfalten der Bauchfurche, *vdr* »vordere Bauchdrüse». — Häm.-Eosin. 120 x.

auf beiden Seiten der Hauptfalte findet, sondern auch in der ganzen Hauptfalte (Fig. 16 *B*).

Nach vorn geht die eigentliche Bauchfurche in eine geräumige Flimmerhöhle über. Diese besteht zum grössten Teil aus einem einheitlichen Raum (Fig. 19), dessen Wand abwechselnd von den Ausführgängen der »vorderen Bauchdrüse» (*vdr*) und von Flimmerzellen gebildet

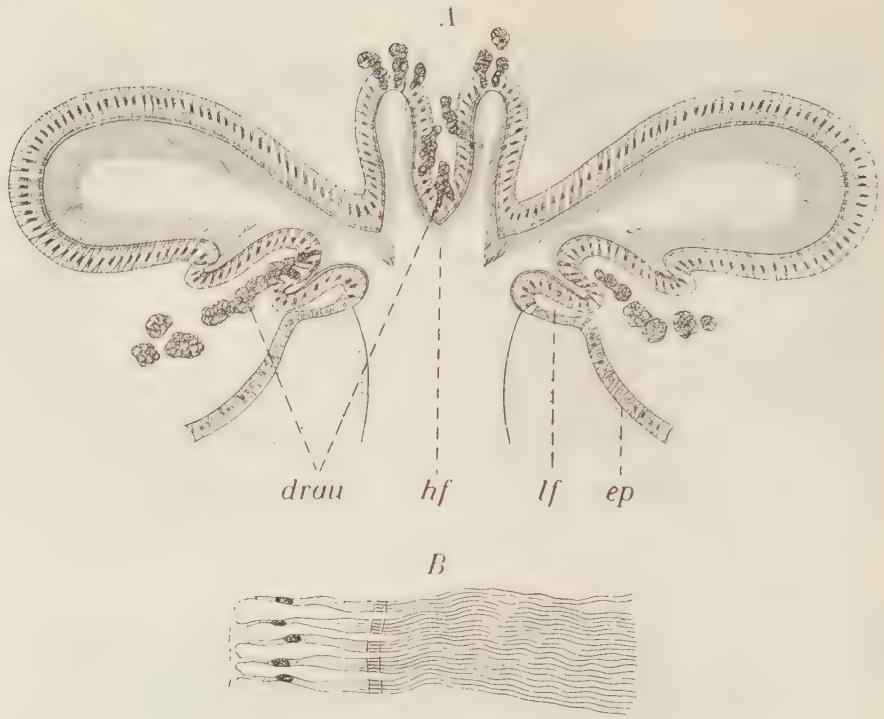

Fig. 20. *Proneomenia antarctica*. *A* Querschnitt durch den hinteren Teil der Flimmerhöhle, *B* Detail des Epithels der grossen lateralen Ausbuchtungen. *drau* Ausführgänge der Bauchdrüse, *ep* Epidermis propria des spiculatragenden Integumentes, *hf* Fortsetzung der Hauptfalte der Bauchfurche, *lf* Fortsetzung der Lateralfalte der Bauchfurche. — Häm.-Eosin. *A* 120 x, *B* 600 x.

wird. Die letzteren (*flz*) bestehen aus einem proximalen, schmalen, stäbchenförmigen Teil mit einem kleinen, dichten Kern und aus einem distalen Teil, der nach den Seiten ausgebreitet ist und die Cilien trägt. Die Cilien, welche überall gut erhalten sind, haben ungefähr dieselbe Höhe wie die Wimpern der Hauptfalte in der eigentlichen Bauchfurche.

In der mittleren Partie des Daches bildet das Epithel eine nach vorn immer mehr abklingende, stumpfe Falte (*hf*), die sich als eine direkte Fortsetzung der Hauptfalte der eigentlichen Bauchfurche erweist, und zu beiden Seiten des Eingangs der Flimmerhöhle finden wir eine Fortsetzung der beiden Lateralfalten (*lf*). In der dorsalen Falte treten Ausführgänge der Bauchdrüse in derselben Weise auf wie in den umgebenden Teilen. In den beiden Lateralfalten findet man wie in den Lateralfalten der eigentlichen Bauchfurche keine Ausführgänge. Ihre Zellen zeigen dieselbe cuticulaartige Oberflächendifferenzierung wie die Zellen der Lateralfalten in der eigentlichen Bauchfurche.

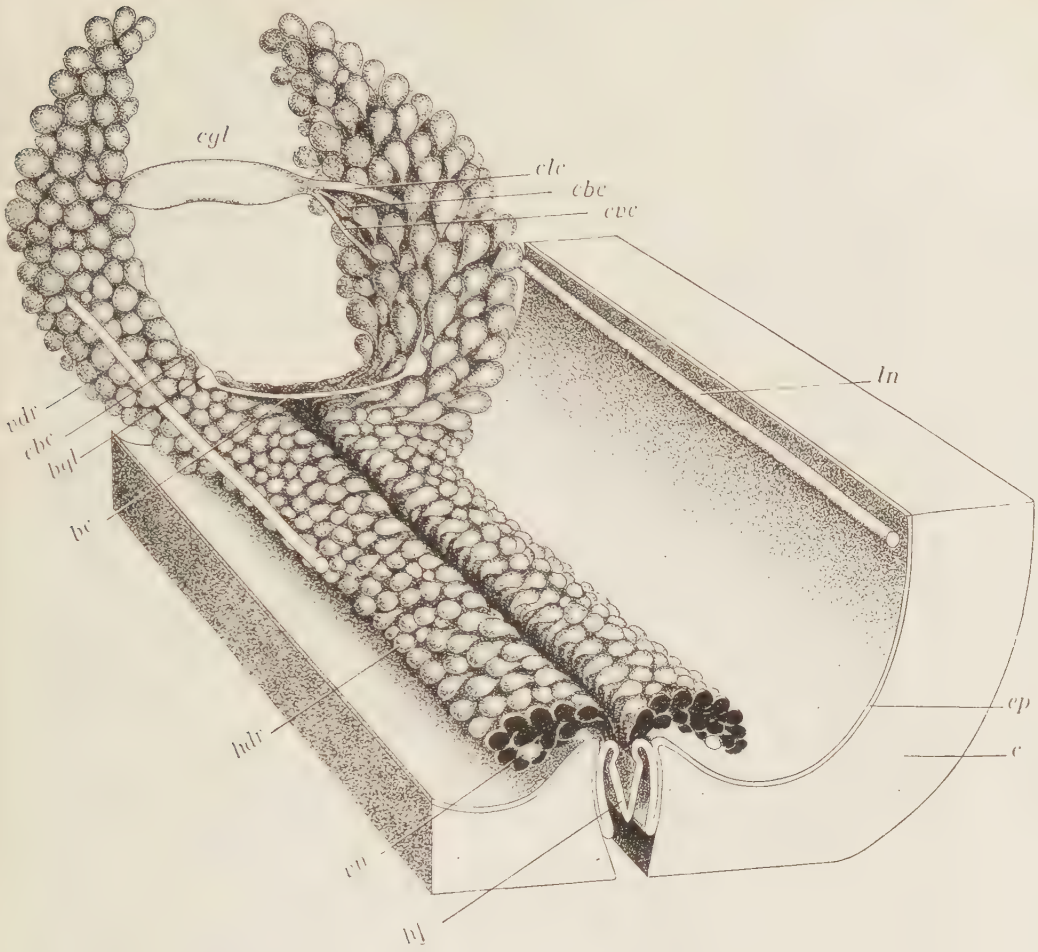

Fig. 21. *Proneomenia antarctica.* Die »vordere Bauchdrüse» und der vordere Teil der »hinteren Bauchdrüse» nebst den wichtigeren Teilen des Nervensystems und einem Stück der Körperwand. *bc* Buccalkommissur, *bgl* Buccalganglion, *c* Cuticula, *cbc* Cerebrobuccalkonnektiv, *cgl* Cerebralganglion, *clc* Cerebrolateralkonnektiv, *cvc* Cerebroventralkonnektiv, *ep* Epidermis, *hdr* »hintere Bauchdrüse», *hf* Hauptfalte der Bauchfurche, *ln* lateraler Nervenstrang, *vdr* »vordere Bauchdrüse», *vn* ventraler Nervenstrang. — Ca. 20 x.

Im hinteren Teil der Flimmerhöhle oder, wenn man so will, am Übergang zwischen der Flimmerhöhle und der eigentlichen Bauchfurche befindet sich ein Paar tiefe laterale Ausbuchtungen (Fig. 20), deren Epithel einen abweichenden Bau hat. Dasselbe besteht ausschliesslich aus Flimmerzellen, und diese sind von ungewöhnlicher Grösse. Die Zellkörper selbst, welche schmal zylindrisch oder stundenglasförmig sind und einen

relativ kleinen, dichten Kern besitzen, sind ungefähr doppelt so hoch wie die Cilienzellen im drüsenreichen Teil der Flimmerhöhle, und die Cilien erreichen eine Länge, die fast das Doppelte der Zellhöhe betragen kann.

Sowohl in dem drüsenreichen Teil der Flimmerhöhle als in den soeben geschilderten Säcken haben die Cilien denselben Bau wie in der Hauptfalte der eigentlichen Bauchfurche (also auch hier Blepharosomen und Bulbi, die je ihren Saum bilden, und zwischen diesen palisadenartig angeordnete, stäbchenförmige Fussstücke).

Äusserlich ist die Bauchdrüse ein einheitliches Gebilde, und histologisch ist kein anderer Unterschied zwischen ihrem vorderen und hinteren Teil zu bemerken, als dass die Zellen (und damit auch die Drüsenlappen) im ersteren etwas kräftiger ausgebildet sind als im letzteren. Da die Zellen in bezug auf Form, Anordnung und Inhalt in den beiden Teilen gleich sind und die Verschiedenheit hinsichtlich der Zellengrösse sukzessiv ausgeglichen wird, besteht bei meinen Präparaten von *Proneomenia antarctica* absolut kein Anlass, zwischen zwei verschiedenen Drüsen zu unterscheiden (vgl. oben p. 310). Das Sekret, mit dem die Zellen ganz gefüllt sind, ist bei den mit EHRLICHS Hämatoxylin und Eosin gefärbten Präparaten intensiv blau, bei den mit Eisenhämatoxylin und Pikrofuchsin gefärbten schwach rosa. Bei den erstgenannten Präparaten scheint der Zellinhalt eine netzförmige oder vakuolisierte Struktur zu haben, bei den letztgenannten ist hiervon nichts zu bemerken.

Um eine konkrete Vorstellung von der Ausbildung der Bauchdrüse bei *Proneomenia antarctica* zu geben, habe ich in Fig. 21 einen Teil derselben zusammen mit einem Stück des Integuments und Nervensystems abgebildet. Wie man sieht, ist die Bauchdrüse ein bedeutender Komplex und könnte sehr wohl der Aufgabe entsprechen, die THIELE ihr zuschreibt (vgl. oben p. 311), d.h. zusammen mit den Cilien der Bauchfurche einen mächtigen, nach hinten gerichteten Schleimstrom zu erzeugen, durch den das Tier sich nach vorn schieben könnte. Bei *Proneomenia antarctica* scheint es fast undenkbar, dass der sehr schwache Hautmuskelschlauch Bewegungen hervorzubringen vermöchte, die von Bedeutung für die Fortbewegung sein könnten. Dazu ist die Körpercuticula zu mächtig. Für die von THIELE angenommene Art der Fortbewegung spricht hier auch die plane Abschleifung, welche die Körpercuticula in grossem Umfang auf der Bauchseite zeigt. Diese scheint auf eine sehr gleichmässig verlaufende Lokomotionsart zu deuten.

III. Vergleichende Untersuchungen über das Integument verschiedener Solenogastren.

Diese Untersuchungen dienen zwei Zwecken: erstens, die Allgemeingültigkeit der bei *Proneomenia antarctica* gewonnenen wichtigeren Resultate zu prüfen, und zweitens, Verschiedenheiten im Bau des Integuments bei weit getrennten Solenogastren festzustellen und zu erklären.

Bei dem Vergleich wurden *Proneomenia antarctica* Thiele, *Neomenia carinata* Tullberg, *Nematomenia banyulensis* Pruvot var. *norvegica* Odhner sowie *Chaetoderma nitidulum* Lovén verwendet. Die drei letztgenannten Tiere wurden teils deshalb gewählt, weil sie relativ leicht in der Natur zugänglich sind, teils weil sie zusammen mit *Proneomenia antarctica* alle vier Solenogastrenfamilien repräsentieren. Dank dem erstgenannten Umstande konnten verschiedenartige wünschenswerte Untersuchungsmethoden angewandt werden, dank dem zweiten durfte man vermuten, dass alle wesentlichen Verschiedenheiten des Solenogastreninteguments beleuchtet werden würden.

Die drei neuuntersuchten Tiere habe ich selbst gesammelt, teils an der schwedischen Westküste (*Neomenia* und *Chaetoderma*), teils im Trondheimfjord (*Nematomenia*). Die Fixierung erfolgte mit Formol-Alkohol, Bouins Gemisch, Sublimat, Sublimat-Eisessig und Zenkers Flüssigkeit. Die drei letztgenannten Methoden lieferten im allgemeinen die besten Resultate, doch kann ich keiner von ihnen den Vorzug vor den beiden andern geben. Die Färbungen wurden mit Ehrlichs Hämatoxylin und Eosin sowie mit Heidenhains Eisenhämatoxylin und Pikrofuchsin vorgenommen. Diese Färbungsmethoden ergänzten sich ausgezeichnet.

A. Das spiculatragende Integument.

Von den drei Arten von Zellen, die ich in der Epidermis propria von *Proneomenia antarctica* konstatiert habe, fand ich bei den neuuntersuchten Arten nur zwei, nämlich gewöhnliche Epidermiszellen und die Bildungszellen der Spicula. Die »Drüsenzellen» konnten bei ihnen nicht festgestellt werden, ebensowenig irgendwelche neue Zellen.

Die gewöhnlichen Epidermiszellen sind bei *Nematomenia banyulensis* (Fig. 23 und 25) wie bei *Proneomenia antarctica* sehr hoch und bei *Neomenia carinata* (Fig. 22) relativ niedrig (wenig höher als breit.) (Eine Relation zwischen Zellhöhe und Cuticuladicke besteht allem Anschein nach nicht, wenn man verschiedene Tiere miteinander vergleicht, denn *Neomenia carinata* hat eine bedeutend dickere Cuticula als *Nematomenia banyulensis*.) Während die Form der Zellen bei *Neomenia carinata* und *Nematomenia banyulensis* relativ konstant ist, weist *Chaetoderma nitidulum* in dieser Hinsicht wechselnde Verhältnisse auf: bisweilen sind die Zellen ungefähr doppelt so hoch wie breit, bisweilen ist ihre Höhe geringer als ihre Breite. Diese Variabilität bei *Chaetoderma nitidulum* scheint auf der hochgradigen Fähigkeit des Tieres zu beruhen, seine Körperform zu verändern. Exemplare, die vor dem Fixieren betäubt und auf einer Glasscheibe gestreckt wurden, damit sie gerade würden, konnten ohne Schwierigkeit doppelt so lang gemacht werden wie Tiere, die unbetäubt fixiert wurden. (Eine solche Dehnbarkeit besitzen sicher weder *Proneomenia antarctica, Neomenia carinata* noch *Nematomenia banyulensis*.) Die gestreckten Exemplare von *Chaetoderma nitidulum* hatten niedrige, die nicht gestreckten hohe Zellen.

Die Stundenglasform der Zellen, welche WIRÉN für *Chaetoderma nitidulum* angegeben hat (vgl. oben p. 298), und die auch bei meinen Präparaten von *Proneomenia antarctica* hervortrat (p. 319), erwies sich als durch die Fixierungsmethode bedingt. Sie trat immer deutlich bei Tieren auf, die ich mit einer der Sublimatfixierungen behandelt hatte, während bei Tieren, die mit Formol-Alkohol oder BOUINs Gemisch fixiert worden waren, Interzellularräume in der Epidermis vollständig oder fast vollständig fehlten.

Der Zusammenhang zwischen den Epidermiszellen und der Cuticula ist bei allen vier Arten derselbe, d.h. der Übergang zwischen den Zellen und der Cuticula ist ausgesprochen diffus. Angesichts dieser Erfahrungen bei vier weit getrennten Solenogastrenformen sind mir HOLMGRENs und THIELES kategorische Behauptungen einer scharfen Grenze zwischen den Zellen und der Cuticula gänzlich unverständlich (vgl. oben p. 305).

Die in den Epidermiszellen von *Proneomenia antarctica* wahrgenommenen mechanischen Fibrillen (vgl. oben p. 319) treten bei derselben Färbungsmethode (Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin) bei *Chaetoderma nitidulum* hervor, nicht dagegen (wenigstens nicht so deutlich, dass ich ihrer Existenz sicher wäre) bei *Nematomenia banyulensis* und *Neomenia carinata*. Dies kann zunächst sonderbar erscheinen, da die Fibrillen bei *Proneomenia antarctica* mit der exzeptionell dicken Cuticula in Zusammenhang gebracht wurden, und da die Cuticula bei *Chaetoderma nitidulum* nicht dicker ist als bei *Nematomenia banyulensis* und sogar

Fig. 22. *Neomenia carinata.* Das spiculatragende Integument und der Hautmuskelschlauch. *bls* Blutsinus, *c* Cuticula, *ep* Epidermis propria, *er* Erythrozyten, *grs* Grundsubstanz des Hautmuskelschlauches, *k* eosinophile, stark lichtbrechende Körner, lz_1 aus den Blutbahnen zur Epidermis propria wandernde Leukozyten, lz_2 zerfallender Leukozyt, *m* Muskelfaser, p_1 junge Epidermispapille, p_2 alte Epidermispapille, *tr* Trichter einer aufgesprungenen Epidermispapille. — Eisenhäm.-Pikrof. 300 x.

dünner als bei *Neomenia carinata.* Bedenkt man jedoch, dass *Chaetoderma nitidulum* keine Bauchrinne besitzt und deshalb in bedeutend höherem Grade als die Neomenioideen bei der Fortbewegung von der Körpermuskulatur abhängig ist, so erscheint das Auftreten der Fibrillen auch bei diesem Tier natürlich. Eine Lokomotion durch abwechselnde Ausdehnung und Zusammenziehung des Körpers (vgl. WIRÉN 1892: 1, p. 8) bedeutet natürlich, dass erheblich grössere Spannungen zwischen der Cuticula und der Körpermuskulatur entstehen als bei einem ruhigen Hingleiten über das Substrat (vgl. oben p. 362).

Fig. 23. *Nematomenia banyulensis.* Das spiculatragende Integument und der Hautmuskelschlauch. *c* Cuticula, *ep* Epidermis, *m* Hautmuskelschlauch, rz_1 Gruppe junger »Riesenzellen», rz_2 »Riesenzellen», von denen eine jung (links), die übrigen alt sind. — Eisenhäm.-Pikrof. 1000 x.

Das andere Element der Epidermis propria, die Bildungszellen der Spicula, wird unten in seinem gewöhnlichen Zusammenhang behandelt werden.

Epidermispapillen im eigentlichen Sinne haben von den hier behandelten Arten bekanntlich bloss *Proneomenia antarctica* und *Neomenia carinata* (Fig. 22 *B*). Jedoch besitzen *Nematomenia banyulensis* und *Chaetoderma nitidulum* Gebilde, die meiner Ansicht nach sowohl physiologisch als morphologisch den Endanschwellungen der Epidermispapillen entsprechen. Diese Gebilde bestehen in einzelnen oder häufiger zu kleinen Gruppen vereinigten Zellen, und zwar sind diese Zellen bei *Chaetoderma nitidulum* die Riesenzellen Wirén's (Fig. 24 *rz*) und bei *Nematomenia banyulensis* Zellen, die diesen gleichen (Fig. 23 *rz*). Bekanntlich hat Wirén die Vermutung ausgesprochen, dass die Riesenzellen von *Chaetoderma* den Zellen in den Endanschwellungen der Papillen entsprechen, wenn er dies auch nicht wahrscheinlich zu machen vermochte (vgl. oben p. 299).

Soweit ich finden konnte, steht diese Entsprechung ausser allem Zweifel. Wie bei den Endanschwellungen der Papillen von *Proneomenia antarctica* handelt es sich sowohl bei *Neomenia carinata* wie bei *Chaetoderma nitidulum* und *Nematomenia banyulensis* um Zellen, die erst relativ klein und verhältnismässig plasmareich sind, aber allmählich zu ganz grossen, stark vakuolisierten Zellen anschwellen. Eine andere Übereinstimmung ist, dass die Zellen in sämtlichen Fällen Körner enthalten, die bei ungefärbten Präparaten gelblich und glänzend, bei mit Ehrlichs Hämatoxylin und Eosin gefärbten rot und ebenso stark lichtbrechend, und bei mit Eisenhämatoxylin und Pikrofuchsin gefärbten braun bis schwarz und ohne Glanz sind (vgl. oben p. 327; silberimprägnierte Präparate habe ich von diesen Tieren nicht angefertigt).

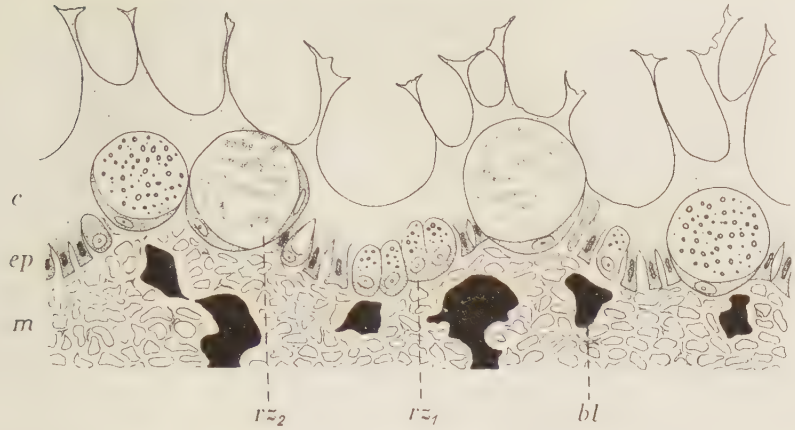

Fig. 24. *Chaetoderma nitidulum.* Das spiculatragende Integument und der äussere Teil des Hautmuskelschlauches. *bl* Blut, *c* Cuticula, *ep* Epidermis, *m* Hautmuskelschlauch, rz_1 junge »Riesenzellen», rz_2 alte »Riesenzellen». — Eisenhäm.-Pikrof. 750 x.

Noch in anderen Beziehungen stimmen die genannten Gebilde überein. Auch bei den neuuntersuchten Arten lösen sich die Körner in der Vakuolenflüssigkeit auf, wenn die Zellen ihre volle Grösse erreicht haben, und auch bei ihnen platzen die Zellen auf, wenn sie eine hinreichende Grösse erreicht haben (was geschehen kann, während die Zellen noch ungelöste Körner enthalten). Es ist auch deutlich, dass das Aufplatzen der Zellen seinen Grund darin hat, dass sie keine Cuticularsubstanz bilden können (im Unterschied zu den gewöhnlichen Epidermiszellen sind diese Zellen ringsum scharf begrenzt), wodurch sie sich immer mehr der freien Cuticulafläche nähern, wenn diese abgenutzt wird.

Bei *Nematomenia banyulensis* und *Chaetoderma nitidulum* ist die Cuticula so dünn, dass die Riesenzellen durch ihre eigene Vergrösserung die freie Cuticulafläche erreichen. Bei *Neomenia carinata,* die eine etwas dickere Cuticula hat, erhebt sich aus natürlichen Gründen (vgl. oben p. 302) der Verband gewöhnlicher Epidermiszellen etwas unter den Riesenzellen, so dass ein kurzer, zylindrischer Papillenstiel gebildet wird. Was endlich *Proneomenia antarctica* betrifft, hat die hier ungemein dicke Cuticula die Entstehung sehr hoher Papillenstiele erzwungen. Wenngleich kompakt und verzweigt, haben doch auch diese Stiele, wie oben gezeigt wurde (p. 324), eine im Prinzip zylindrische Organisation.

Die Riesenzellen von *Nematomenia banyulensis* und *Chaetoderma nitidulum,* die einfach gebauten Epidermispapillen von *Neomenia carinata* und die kompliziert gebauten Epidermispapillen von *Proneomenia antarctica* lassen sich also in eine natürliche Formenreihe einordnen.

Ob bei *Neomenia carinata* ständig neue Endanschwellungen von den alten Papillenstielen gebildet werden, ob m. a. W. die Papillen bei diesem Tier wie bei *Proneomenia antarctica* zeitlebens ihre Individualität bewahren (vgl. oben p. 328), konnte ich nicht feststellen. Jedoch glaube ich nicht dass man dies mit vollem Recht behaupten kann, denn oft scheint die Spitze eines alten Papillenstiels wenigstens eine Zeitlang durch gewöhnliche Epidermiszellen ersetzt zu werden, welche Cuticularsubstanz bilden. Wenn dann gerade an dieser Stelle eine neue Endanschwellung entsteht, kann man natürlich von einer Regeneration sprechen, aber wenn dies nicht die Regel ist, liegt wahrscheinlich bloss dieselbe Ursache vor, wie wenn ganz neue Papillen in der Epidermis gebildet werden. Grösseres morphologisches Gewicht ist selbstverständlich nicht auf diesen Sachverhalt zu legen, und vom biologischen Gesichtspunkt ist er natürlich völlig bedeutungslos. Bei *Proneomenia antarctica* ist es notwendig, dass sich neue Endanschwellungen an Stelle der alten an demselben Papillenstiel bilden, bei *Neomenia carinata* ist dies nicht der Fall.

Das Zusammenarbeiten von Leukozyten und Epidermispapillen, welches ich bei *Proneomenia antarctica* festgestellt habe, konnte ich nur bei *Neomenia carinata* (Fig. 22) wiederfinden. Wie schon TULLBERG (1875, p. 5) nachgewiesen hat, besitzt dieses Tier unmittelbar unter der Epidermis eine mächtige Lage strukturloser Substanz (*grs*), in welcher die Fasern des Hautmuskelschlauches (*m*) und andere geformte Elemente eingebettet sind und die von verzweigten Kanälen (*bls*) durchzogen wird, welche mit den Blutbahnen weiter innen im Körper kommunizieren. Hier kann man grosse Mengen Leukozyten (*lz*) bemerken, die sowohl hinsichtlich ihres Inhalts als ihres Verhaltens zu den Epidermispapillen den Leukozyten bei *Proneomenia antarctica* gleichen (vgl. oben p.332). So kann man sehen, dass die Leukozyten in den Blutbahnen mit Körnchen derselben Art beladen werden wie die Körnchen in den Endanschwellungen der Papillen, dass die Leukozyten in den Verzweigungen der Blutbahnen im Hautmuskelschlauch in dessen Grundsubstanz eindringen, dass die Leukozyten in der letzteren nach der Epidermis wandern, und endlich, dass die Leukozyten, wenn sie bis zur Epidermis gelangt sind, zerfallen, wodurch die Körnchen frei werden. Dieser Zerfall findet in grossem Umfang innerhalb der zylindrischen Papillenstiele statt (welche von der Grundsubstanz des Hautmuskelschlauches ausgefüllt sind), aber man kann das Phänomen auch überall unter der Epidermis beobachten.

Es steht also auch bei *Neomenia carinata* fest, dass den Papillen ständig Körnchensubstanz aus dem Innern des Körpers zugeführt und durch das Aufplatzen der Papillen ständig aus dem Körper entfernt wird, was auf eine exkretorische Tätigkeit der Papillen deutet.

Bei *Nematomenia banyulensis* und *Chaetoderma nitidulum* liegen diese

Leukozytenphänomene nicht vor, und ich habe auch nichts gefunden, was ihnen bei diesen Tieren entsprechen könnte. Allerdings finden sich auch hier Leukozyten, aber diese enthalten niemals Körnchen der in Rede stehenden Art, noch zeigen sie Affinität zu den Riesenzellen oder der Epidermis überhaupt. Bemerkenswert ist auch, dass die Leukozyten bei diesen Tieren viel sparsamer auftreten als bei *Proneomenia antarctica* und *Neomenia carinata*.

Dieser Unterschied zwischen *Nematomenia banyulensis* und *Chaetoderma nitidulum* einerseits sowie *Proneomenia antarctica* und *Neomenia carinata* andererseits scheint eine einfache Erklärung zu haben. Während die subepithelialen Elemente bei den erstgenannten durchweg locker geschichtet sind, hat *Proneomenia antarctica* unter der Epidermis eine deutliche Basalmembran (vgl. oben p 324) und *Neomenia carinata*, wie wir soeben gesehen haben, eine homogene Grundsubstanz, welche alle Lücken zwischen den geformten Elementen des Hautmuskelschlauches ausfüllt. Während also die Epidermis bei *Nematomenia banyulensis* und *Chaetoderma nitidulum* überall in innigem Kontakt mit der Körperflüssigkeit steht, bestehen bei *Proneomenia antarctica* und *Neomenia carinata* bedeutende Diffusionshindernisse verschiedener Art zwischen der Epidermis und den Gewebslücken, in denen die Körperflüssigkeit zirkuliert. In den Leukozyten scheinen *Proneomenia antarctica* und *Neomenia carinata* deshalb einen Mechanismus zu besitzen, durch den diese Diffusionshindernisse überwunden werden — einen Mechanismus, der bei *Nematomenia banyulensis* und *Chaetoderma nitidulum* unnötig ist.

Über die Cuticula ist nicht viel mehr zu sagen, als schon in anderem Zusammenhang angegeben wurde. Während das Verhältnis zwischen der Cuticuladicke und der Höhe der Epidermiszellen bei *Proneomenia antarctica* durchschnittlich 25: 1 ist, beträgt es bei *Neomenia carinata* durchschnittlich 4: 1 und bei *Nematomenia banyulensis* sowie *Chaetoderma nitidulum* durchschnittlich 1: 1. Die bedeutenden Dickenvariationen der Cuticula, die wir bei *Proneomenia antarctica* fanden, kommen bei keiner der übrigen Arten vor. Bei *Neomenia carinata* kann man in dieser Hinsicht bloss konstatieren, dass die Cuticula konstant auf der Rückenseite etwas dicker ist als auf der Bauchseite (der Rückenkiel dieses Tieres beruht jedoch nicht auf dieser Ungleichförmigkeit der Cuticula, sondern auf einer Ungleichförmigkeit des Hautmuskelschlauchs), und bei *Nematomenia banyulensis* und *Chaetoderma nitidulum* ist die Cuticula im grossen und ganzen ringsherum gleich dick. Dass die Cuticula (wie die Epidermis) bei gestreckten Exemplaren von *Chaetoderma nitidulum* bedeutend dünner ist als bei zusammengezogenen, versteht sich von selbst.

Die Form und Anordnung der Spicula bei den drei neuuntersuchten Tieren ist, soweit ich finden konnte, von früheren Beobach-

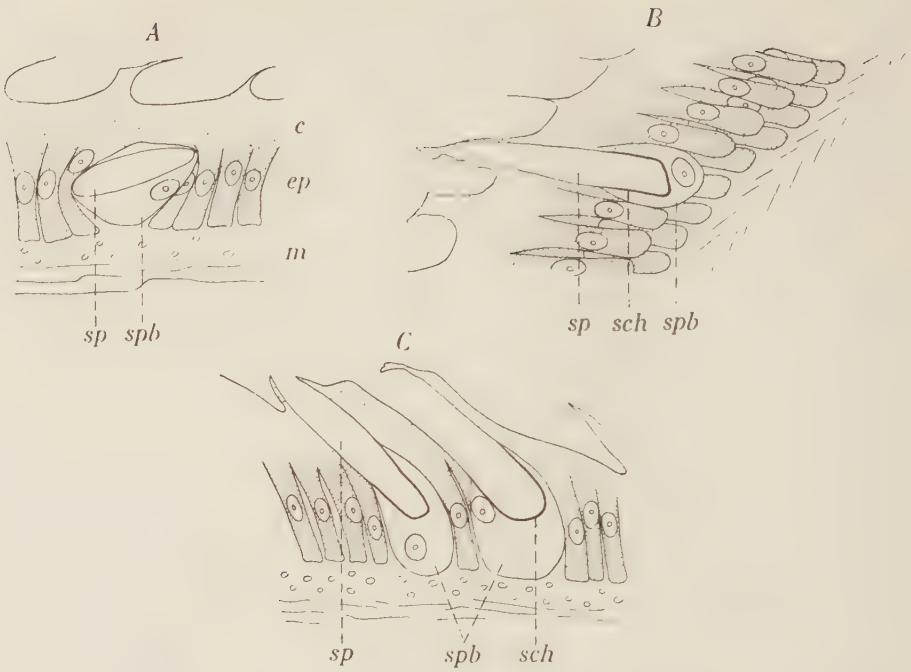

Fig. 25. *Nematomenia banyulensis*. Bildung der Spicula. *A* intrazellulares Stadium, *B* und *C* extrazellulares Stadium. *c* Cuticula, *ep* Epidermis, *m* Hautmuskelschlauch, *sch* eosinophile Schicht, *sp* Spiculum, *spb* spiculumbildende Zelle. — Häm.-Eosin. 1500 x.

tern richtig aufgefasst worden (bei *Neomenia carinata* von TULLBERG 1875, p. 5, Taf. I und WIRÉN 1892: 2, Taf. II; bei *Nematomenia banyulensis* von PRUVOT 1891, p. 734, Taf. XXV und THIELE 1894, Taf. XVI; bei *Chaetoderma nitidulum* von GRAFF 1876, p. 170, Taf. XI und XIII sowie WIRÉN 1892: 1, Taf. V). Es wäre deshalb überflüssig, sie hier nochmals eingehend zu beschreiben.

Nur die wesentlichsten Unterschiede sollen hervorgehoben werden. Während bei *Proneomenia antarctica* die gewöhnlichen Spicula in zwei Systemen angeordnet sind (Radiär- und in vielen Schichten übereinander liegende Tangentialspicula), sind die Spicula bei den drei übrigen Arten bloss in einer Schicht angeordnet und mehr oder weniger schräg nach hinten und aussen gerichtet. Während ferner für *Proneomenia antarctica* hohle und nadelförmige Spicula charakteristisch sind, besitzen die drei übrigen Arten ausschliesslich solide Spicula, und zwar sind für *Nematomenia banyulensis* und *Chaetoderma nitidulum* platte, für *Neomenia carinata* rinnenförmige Spicula kennzeichnend.

Sowohl in bezug auf die Form wie auf die Anordnung der Spicula scheint *Proneomenia antarctica* die am meisten veränderte Art zu sein.

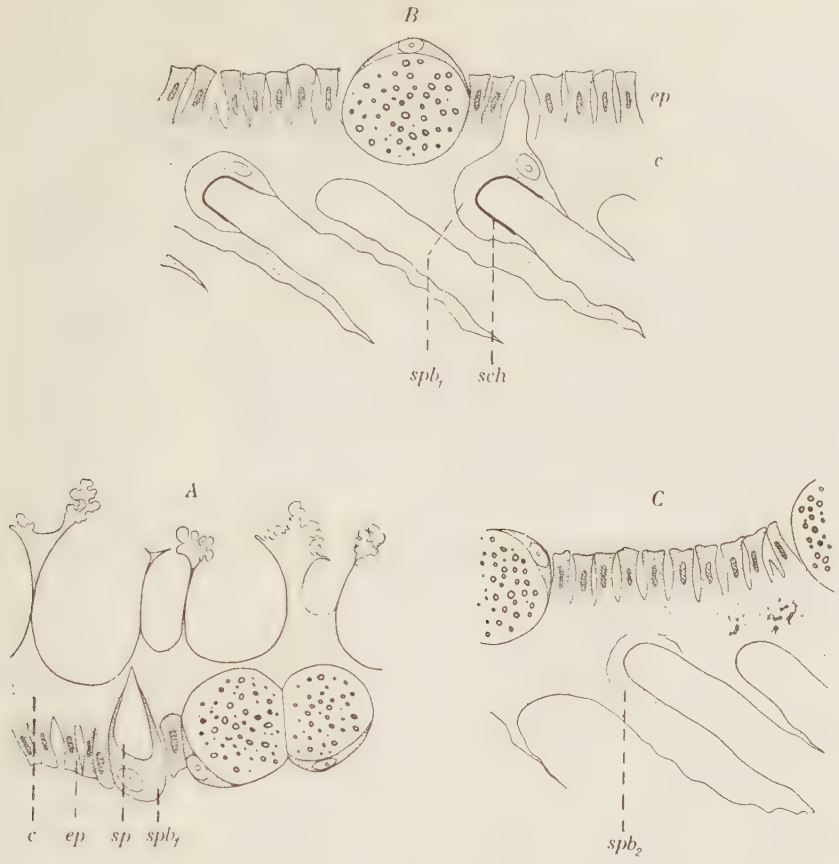

Fig. 26. *Chaetoderma nitidulum*. Bildung der Spicula. *A* intrazellulares Stadium, *B* extrazellulares Stadium, *C* nach Beendigung des Prozesses. *c* Cuticula, *ep* Epidermis, *sch* eosinophile Schicht, *sp* Spiculum, spb_1 spiculumbildende Zelle, spb_2 cuticularisierte Bildungszelle. — Häm.-Eosin. 750 x.

Hinsichtlich der Anordnung ist dies ohne weiteres klar. Bezüglich der Form ergibt es sich aus einem einfachen Gedankengang, den man schon bei Odhner (1921, p. 58) findet. Nach ihm können die rinnenförmigen Spicula von *Neomenia* als eine Übergangsform zwischen den platten, soliden Spicula von *Nematomenia* und *Chaetoderma* einerseits sowie den nadelförmigen, hohlen Spicula von *Proneomenia* anderseits aufgefasst werden. Die oben geschilderten speziellen Züge des Bildungsapparats von *Proneomenia antarctica* (der in den Spicula eingeschlossene Cuticulazapfen; p. 345) scheinen auch dafür zu sprechen, dass die Spicula von *Proneomenia antarctica* dadurch entstanden sind, dass sich rinnenförmige Spicula geschlossen haben.

Die Bildung der Spicula scheint bei den neuuntersuchten Arten prinzipiell ebenso stattzufinden, wie es oben für *Proneomenia antarctica* beschrieben wurde, d.h. ein intrazellulares Stadium geht einem extrazellularen voraus, und in dem letzteren wachsen die Spicula durch Apposition neuer Substanz am proximalen Ende der Spicula von der Innenseite einer becherförmigen Zelle (Fig. 25 und 26). Ein Vorbehalt muss jedoch gemacht werden: bei *Neomenia carinata* habe ich das intrazellulare Stadium nicht beobachtet. Ich halte es aber für wahrscheinlicher, dass dieses Stadium nicht in meinen Präparaten von *Neomenia carinata* auftritt oder dort meiner Aufmerksamkeit entgangen ist, als dass es gar nicht existiert. Bei *Chaetoderma nitidulum* ist das intrazellulare Kleinspiculum wie bei *Proneomenia antarctica* vertikal orientiert (Fig. 26 *A sp*), bei *Nematomenia banyulensis* dagegen (wie schon WOODLAND 1907, p. 49, Taf. 5 angegeben hat) mehr horizontal (Fig. 25 *A sp*).

Eine andere Übereinstimmung ist, dass die drei neuuntersuchten Tiere ebenso wie *Proneomenia antarctica* eine eosinophile Schicht in der Kontaktzone zwischen der Spiculumbasis und der Bildungszelle haben (Fig. 25 und 26 *sch*). Bei den ersteren ist diese jedoch bedeutend schwächer als bei der letzteren. Dies scheint darauf hinzudeuten, dass die Kalkproduktion bei *Proneomenia antarctica* intensiver vor sich geht als bei den drei anderen Tieren (vgl. oben p. 346).

Nach vollendeter Spiculumbildung geht die Bildungszelle bei den neuuntersuchten Tieren ebenso wie die Bildungszelle der Tangentialspicula bei *Proneomenia antarctica* zugrunde. Dabei kann man bisweilen die Kontur der Bildungszelle in Form von Verdichtungsstreifen in der sonst homogenen Cuticularsubstanz um die Spiculumbasis wahrnehmen (Fig. 26 *C*). Niemals habe ich bei den neuuntersuchten Tieren einen persistierenden Bildungsapparat wie bei den Radiärspicula von *Proneomenia antarctica* gesehen (vgl. oben p. 350), was im Hinblick auf die dünne Cuticula der erstgenannten Tiere natürlich erscheint.

B. Die Bauchfurche.

Die Verschiedenheiten im Bau der Bauchfurche zwischen *Proneomenia antarctica, Neomenia carinata* und *Nematomenia banyulensis* haben sich als geringer erwiesen, als ein Vergleich auf Grund früherer Beschreibungen ergeben würde.

So hat die Bauchfurche bei *Neomenia carinata* (Fig. 27) nicht, wie man bisher geglaubt hat (vgl. oben p. 309), neun gleichwertige Falten; denn teils sind die mittlere, unpaare Falte und die beiden äussersten Falten kräftiger als die übrigen (= drei Falten auf jeder Seite zwischen den eben erwähnten kräftigeren), teils haben die beiden äussersten

Fig. 27. *Neomenia carinata*. Querschnitt durch die Bauchfurche. *äubl* äusseres Blatt der Lateralfalte (= Epidermis propria des spiculatragenden Integumentes), *drau* Ausführgänge der »hinteren Bauchdrüse», *hf* Hauptfalte, *ibl* inneres Blatt der Lateralfalte, *sf* sekundäre Falten. — Eisenhäm.-Pikrof. 300 x.

Falten keine Cilien. Wie bei den Lateralfalten von *Proneomenia antarctica* hat das innere Blatt bei *Neomenia carinata* (*ibl*) anstatt Cilien eine cuticulaartige Oberflächendifferenzierung, und das äussere Blatt (*äubl*) grenzt direkt an die gewöhnliche Körpercuticula. Auch ist hervorzuheben, dass die angegebene Anzahl Falten nicht unter allen Umständen vorhanden ist. So fand ich bei einem jungen Exemplar von *Neomenia carinata* (kaum mehr als 10 mm lang) bloss sieben Falten, und zwar fehlte diesem Tier auf jeder Seite eine der drei kleineren Falten. Alles dies deutet darauf hin, dass die unpaare Mittelfalte und die beiden äussersten Falten von *Neomenia carinata* der Hauptfalte und den beiden Lateralfalten von *Proneomenia antarctica* entsprechen und dass die drei kleineren Falten auf jeder Seite der Bauchfurche bei *Neomenia carinata* sekundär entstanden sind.

Die Bauchfurchen von *Neomenia carinata* und *Proneomenia antarctica*

weisen auch grosse Übereinstimmungen in cytologischen Einzelheiten auf. So findet man im Cilienbesatz der unpaaren Mittelfalte und der drei Paare kleinerer Falten von *Neomenia carinata* ganz wie im Cilienbesatz der Hauptfalte von *Proneomenia antarctica* stets zwei parallel verlaufende Säume (die Blepharosomen und Bulbi der Cilien) und zwischen diesen palisadenartig angeordnete Stäbchen (die Fussstücke der Cilien) und in der Oberflächendifferenzierung des inneren Blattes der äussersten Falten ganz wie in der Oberflächendifferenzierung des inneren Blattes der Lateralfalten bei *Proneomenia antarctica* eine dünne, strukturlose Aussenschicht, eine mächtigere quergestreifte Innenschicht sowie im peripheren Teil des Zellplasmas eine Reihe blepharosomenartiger Körner.

In einer Beziehung zeigt jedoch *Neomenia carinata* in der Bauchfurche eine interessante Abweichung von *Proneomenia antarctica*. Das äussere Blatt der äussersten Falten gleicht vollständig dem Epithel des spiculatragenden Integuments. Dies beweist, dass diese Falten wie die Lateralfalten von *Proneomenia antarctica* eigentlich keine Falten der Bauchfurche sind (eine Vermutung, die schon bei der Beschreibung von *Proneomenia antarctica* ausgesprochen wurde, vgl. oben p. 358), sondern Falten, deren inneres Blatt der Bauchfurche und deren äusseres dem spiculatragenden Integument angehört.

Noch unrichtiger ist THIELES Beschreibung der Bauchrinne von *Nematomenia banyulensis*. Von der Cuticula mit aufstehenden Cilien, welche nach THIELE die Bachfurche dieses Tieres bedecken soll (vgl. oben p. 309), findet sich tatsächlich — wenigstens bei der Varietät *norvegica* — keine Spur.

Bekanntlich ist die Bauchfurche bei *Nematomenia banyulensis* schwach entwickelt und ohne Falten (Fig. 28). Auf meinen Querschnitten kann man in ihr bloss ungefähr ein Dutzend Zellen unterscheiden, und diese sind typische Flimmerzellen mit einem Cilienbesatz von derselben Art wie bei *Proneomenia antarctica* und *Neomenia carinata*. Nur ist die Schicht der palisadenartig angeordneten Fussstücke (*fst*) relativ höher als bei diesen Arten. Wahrscheinlich ist es diese, nach innen scharf durch den Saum der Blepharosomen und nach aussen scharf durch den Saum der Bulbi begrenzte Schicht, welche THIELE bei einem nicht genügend gut fixierten Material als eine Cuticula aufgefasst hat.

Deutliche Sinneszellen, wie in der Bauchfurche von *Proneomenia antarctica* (vgl. oben p. 355), habe ich weder in der Bauchfurche von *Neomenia carinata* noch in der von *Nematomenia banyulensis* gesehen. Dies beweist jedoch nicht, dass sie nicht vorhanden sind.

Die Flimmerhöhle ist, soweit ich finden konnte, sowohl bei *Neomenia carinata* (WIRÉN 1892: 2, p. 27 und 28) als bei *Nematomenia banyulensis* (PRUVOT 1891, p. 737 und THIELE 1894, p. 274) richtig beschrieben wor-

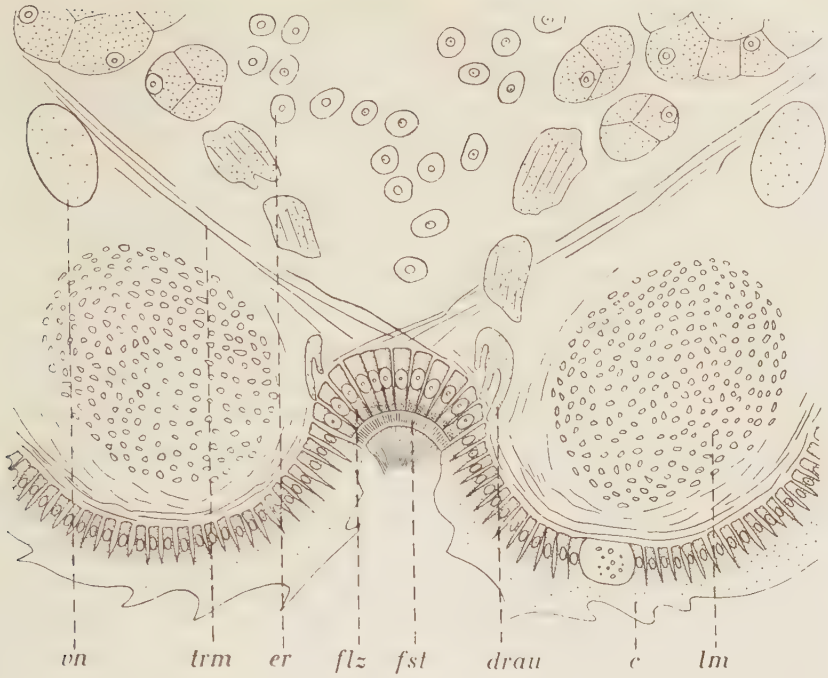

Fig. 28. *Neomatomenia banyulensis.* Querschnitt durch die ventrale Körperwand. *c* Cuticula des spiculatragenden Integumentes, *drau* Ausführgänge der »hinteren Bauchdrüse», *er* Erythrozyt, *flz* Zellen der Bauchfurche, *fst* Fussstücke der Cilien, *lm* Längsmuskel, *trm* Transversalmuskel, *vn* ventraler Nervenstrang. — Eisenhäm.-Pikrof. 450 x.

den. Zwar bestehen zwischen diesen Tieren und *Proneomenia antarctica* recht grosse Verschiedenheiten in der Ausformung der Flimmerhöhle, aber da ich keine Anhaltspunkte für einen lohnenden Vergleich in dieser Beziehung finden konnte, lasse ich die vorliegenden Beschreibungen für sich selbst sprechen.

Fast dasselbe kann man von der Bauchdrüse sagen. Hier will ich jedoch einen Kommentar zu WIRÉNs Beschreibung der Bauchdrüse von *Neomenia carinata* geben. Ebensowenig wie bei *Proneomenia antarctica* fand ich bei *Neomenia carinata* und *Nematomenia banyulensis* eine Stütze für die Annahme, dass man in der Bauchdrüse zwei Teile (»hintere» und »vordere Bauchdrüse» WIRÉNs, vgl. oben p. 310) unterscheiden könne, welche verschiedenartige Sekrete liefern. Eines meiner Exemplare von *Neomenia carinata* kann jedoch vielleicht dazu beitragen, zu erklären, weshalb man zu verschiedenen Schlussfolgerungen in dieser Frage gelangt ist. Bei diesem Tier war der grössere Teil der Drüsenzellen, welche in die Flimmerhöhle münden, ganz leer von Sekret (statt dessen sah man ein

dünnes Plasmanetz in den Zellen), während alle Drüsenzellen, welche in die eigentliche Bauchrinne münden, voll davon waren.

Diese histologische Beobachtung stimmt ja gut mit PRUVOTS Feststellungen bei einer lebenden Neomeniide überein (vgl. oben p. 311), besonders der, dass ein Tier, das sich in Bewegung setzen will, zuerst die Flimmerhöhle ausstülpt und sie gegen die Unterlage drückt, wie um einen Schleimpfropfen zu befestigen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass das erwähnte Exemplar von *Neomenia carinata* dies, kurz bevor es gefangen wurde, getan hatte und dass aus diesem Grunde die in die Flimmerhöhle mündenden Drüsenzellen leer waren. Die Annahme liegt nun nahe, dass auch WIRÉNS Tier die in die Flimmerhöhle mündenden Drüsenzellen entleert hatte, wenn auch etwas früher vor dem Augenblick des Todes. Hierdurch kann die Sekretbildung in den entleerten Zellen wieder in Gang gekommen sein, ohne doch ihr Endstadium erreicht zu haben.

Ich neige also am meisten zu der Ansicht, dass es sich in den seltenen Fällen, wo man verschiedenartiges Sekret im vorderen und hinteren Teil der Bauchdrüse feststellen zu können geglaubt hat, in Wirklichkeit um verschiedene Zustände ein und desselben Sekrets gehandelt hat.

Schliesslich ist noch die Frage zu erörtern, welchen Grad von Ursprünglichkeit die verschieden stark differenzierten Bauchrinnen von *Neomenia carinata, Proneomenia antarctica* und *Nematomenia banyulensis* besitzen. Aus dem Vergleich zwischen *Neomenia carinata* und *Proneomenia antarctica* dürfte hervorgegangen sein, dass die einfachere Bauchfurche der letzteren (bloss eine Mittelfalte und zwei Lateralfalten) ziemlich sicher auch ursprünglicher organisiert ist als die kompliziertere Bauchfurche der ersteren (ausser der Mittelfalte und den beiden Lateralfalten einige schwächere Falten auf jeder Seite, deren Anzahl mit zunehmendem Alter steigt). THIELES entgegengesetzte, gänzlich unbewiesene Ansicht (vgl. oben p. 309) muss deshalb als unrichtig angesehen werden. Ob die noch einfachere Bauchfurche von *Nematomenia banyulensis* (keine Falten) noch primitiver ist, ist dagegen nicht sicher. Ganz abgesehen von der Frage, ob die Solenogastren von Formen stammen, die eine Mantelhöhle und einen Fuss hatten (von denen die Furche und die Hauptfalte der Neomenioideen denkbarerweise Reste sein können), spricht gegen eine solche Annahme der Umstand, dass die Bauchfurche und die Hauptfalte zusammen das Hauptmerkmal der Neomenioideen ausmachen.

C. Der Mundschild von Chaetoderma nitidulum.

Wie Fig. 30 zeigt, fasse ich bei *Chaetoderma nitidulum* den histologischen Bau des Mundschilds unter der Cuticula in derselben Weise auf wie HEATH (vgl. oben p. 313), und die Cuticula ebenso wie HOLMGREN (vgl. oben p. 313).

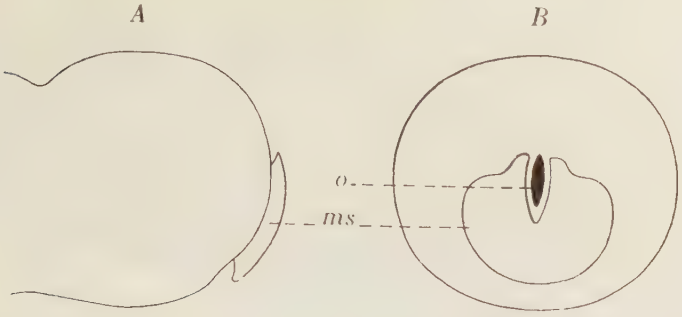

Fig. 29. *Chaetoderma nitidulum*. Vorderende des Körpers: *A* von der Seite, *B* von vorn. *ms* Mundschild, *o* Mundöffnung. — 15 x.

Wie HEATH unterscheide ich also zwei Arten von Zellen in der Epidermis des Mundschilds: mehr gewöhnlich geformte zylindrische Zellen (*ep*), die einen weniger dichten Kern haben, und sehr schlanke Zellen, die einen dichten, stäbchenförmigen Kern besitzen (*sz*). Bei den letzteren konnte ich sogar oft deutlich beobachten, dass sie nach innen in einen feinen Faden auslaufen, weshalb HEATHS Annahme, dass diese Zellen Sinneszellen sind, gesichert erscheint. Auch die von HEATH wahrgenommenen Ganglienzellen unmittelbar unter der Epidermis des Mundschilds sind sehr deutlich bei meinen Präparaten zu sehen (*glz*).

Bei der Cuticula ist die von HOLMGREN angegebene vertikale Streifung unbestreitbar vorhanden (c_1), ebenso die scharfe Grenze zwischen Epidermis und Cuticula. Auch HOLMGRENS übrige Kriterien dafür, dass die Mundschildcuticula aus cuticularisierten und miteinander verklebten Cilien besteht, scheinen vorzuliegen. Allerdings konnte ich nicht mit voller Deutlichkeit die Basalkörper im distalen Teil der Epidermiszellen erkennen, aber die Grenzlinie zwischen Epidermis und Cuticula ist doppelt, und es erscheint natürlich, die äussere, etwas schwächere Linie als die wirkliche Grenzlinie zwischen den Zellen und der Cuticula aufzufassen, die innere, stärker hervortretende Linie als eine dichte Reihe stärker färbbarer Basalkörper. Ebenso kann man in den Epidermiszellen eine vertikale Streifung bemerken. Die Fibrillen sind indes von einer solchen Grössenordnung, dass ich nicht entscheiden konnte, ob es sich um Cilienwurzeln oder um mechanische Fibrillen handelt. Wie schon erwähnt (p. 313 und 356), kann ich dagegen nicht HOLMGRENS Ansicht teilen, dass die äussere, dünne und strukturlose Schicht ein wahres Absonderungsprodukt ist, sondern muss dieselbe als einen veränderten Teil der darunterliegenden Substanz auffassen.

Bei meinen Untersuchungen von *Chaetoderma nitidulum* wurde auch klar, dass die Gebilde, welche WIRÉN für präcerebrale Ganglien (»Buccal-

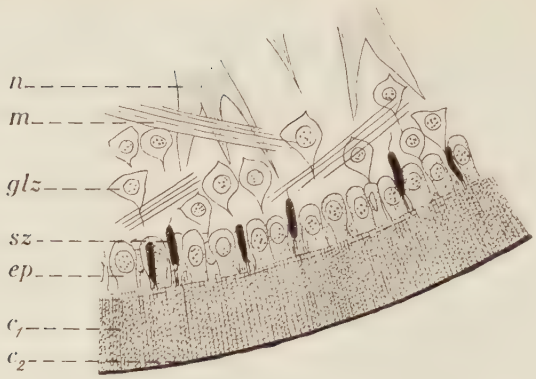

Fig. 30. *Chaetoderma nitidulum*. Schnitt durch den Mundschild. c_1 »Mundschildcuticula», c_2 verdichtete Schicht der »Mundschildcuticula». *ep* Epidermis, *glz* Ganglienzelle, *m* Muskelfasern, *n* Nerv, *sz* Sinneszelle. — Eisenhäm.-Pikrof. 400 x.

ganglien») hielt, keine Ganglien sind, sondern HEATHs Drüsenzellen bei *Chaetoderma vadorum* und *Chaetoderma hawaiiense* entsprechen. Wie bei diesen Tieren waren die Drüsenzellen (Fig. 31 *drz*) bei *Chaetoderma nitidulum* zu Lappen oder Paketen zusammengefügt und mündeten je für sich mit einem langen Stiel (»Ausführungsgang») auf den Rändern des Mundschilds (*drau*). Ferner enthielten sie ein Sekret, das stark von EHRLICHs Hämatoxylin gefärbt wurde.

Wir gehen nun zu der Frage nach dem Homologon des Mundschilds bei den Neomenioideen über und beginnen am natürlichsten mit einer Prüfung der beiden bisherigen Ansichten, nämlich erstens, dass er dem Cirrenapparat des Atriums homolog ist (= THIELEs ursprüngliche Annahme, welche noch von HEATH vertreten wird), sowie zweitens, dass er der Umgebung des Atriums homolog ist (THIELEs spätere Annahme). Bekanntlich setzt die erste Ansicht voraus, dass der Mundschild von dem oberen Schlundganglienpaar innerviert wird, die zweite, dass er von den lateralen Nervenstämmen innerviert wird (vgl. oben p. 314).

Bei meinen Untersuchungen fand ich zunächst, dass nicht nur WIRÉNs, sondern auch HEATHs Auffassung vom Bau des »Gehirns» bei *Chaetoderma* unrichtig sein muss. WIRÉN hält, wie soeben erwähnt, die birnenförmigen Drüsenzellen (Fig. 31 *drz*) für präcerebrale Ganglien. Hieraus folgt, dass er die ganze gesammelte Nervenmasse (*gh* und *gl*), welche unmittelbar hinter den Drüsenzellen liegt, als das »Gehirn» von *Chaetoderma* betrachtet (vgl. auch WIRÉN 1892: 1, Taf. VII, Fig. 4). HEATH, der die Drüsenzellen richtig auffasst, hält den vorderen Teil der wirklichen Nervenmasse (*gl*) für präcerebrale Ganglien und folglich den übrigen Teil für das »Gehirn» von *Chaetoderma* (HEATH 1911, p. 167; 1918, p. 197). Damit man indes

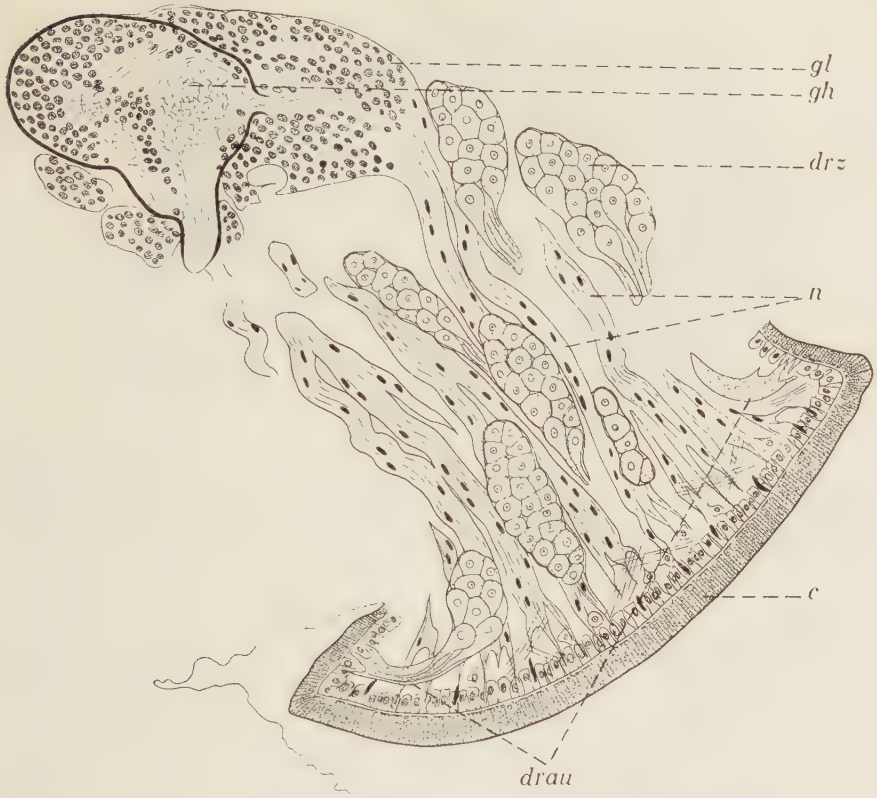

Fig. 31. *Chaetoderma nitidulum*. Beinahe sagittaler Schnitt durch den Mundschild, die Drüsen und Nerven des Mundschildes und das »Gehirn». *c* »Mundschildcuticula», *drau* Drüsenausführgänge, *drz* Drüsenzelle, *gh* »Gehirn», *gl* Ganglien der Nerven des Mundschildes, *n* Nerven. — Eisenhäm.-Pikrof. 150 x.

unter »Gehirn» bei *Chaetoderma* dasselbe verstehen kann wie bei den Neomenioideen — und dies ist natürlich notwendig für das richtige Verständnis der hier vorliegenden Innervationsprobleme — muss man meiner Ansicht nach noch einen Schritt weiter in der Nervenmasse zurückgehen.

Wie aus Fig. 32 ersichtlich ist, kann man in dem Teil der Nervenmasse, welcher unmittelbar hinter den HEATHschen Präcerebralganglien liegt und von einer festen Bindegewebskapsel umgeben ist (*bgk*), eine deutliche Grenze (*gr*) zwischen einer vorderen und einer hinteren Partie erkennen. (Diese Grenze wird teils durch einen Strang Ganglienzellen, teils durch die Anordnung der Nervenfasern markiert.) Meiner Ansicht nach entspricht nur die hintere Partie dem »Gehirn» der Neomenioideen, während die vordere zu den Cerebrolateral- und Cerebroventralkonnektiven zu rechnen ist. Die Gründe hierfür sind folgende:

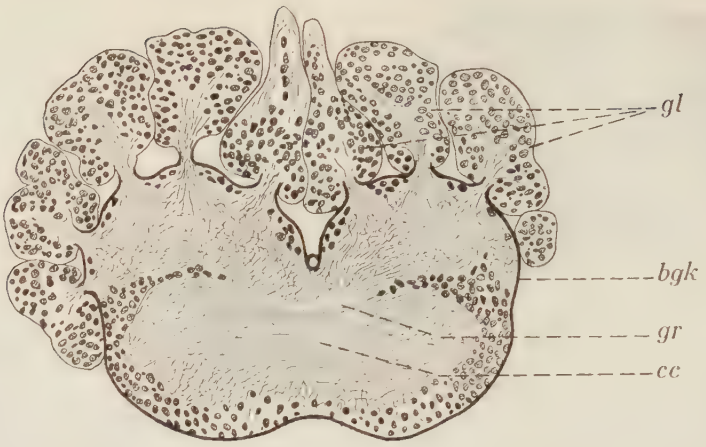

Fig. 32. *Chaetoderma nitidulum.* Horizontalschnitt durch das »Gehirn». *bgk* Bindegewebskapsel, *cc* Kommissur, *gl* Ganglien der Nerven des Mundschildes (»Präcerebralganglien» nach HEATH), *gr* histologische Grenze zwischen einer vorderen und einer hinteren Partie des »Gehirns». — Häm.-Eosin. 150 x.

1. Nur die hintere Partie ist wie das »Gehirn» der Neomenioideen aus einem einfachen Ganglienpaar aufgebaut (zwei laterale, miteinander durch eine Kommissur (*cc*) verbundene Anschwellungen).
2. In der vorderen Partie verlaufen keine Nervenfasern zwischen den beiden Seitenhälften. Die Fasern zielen nur nach dem Vorderrand der hinteren Partie einerseits und nach den jederseits miteinander verschmolzenen Cerebrolateral- und Cerebroventralkonnektiven andererseits. Diese Organisation wird auch dadurch hervorgehoben, dass die beiden Seitenhälften äusserlich teilweise durch einen vorderen sagittalen, ziemlich tiefen Einschnitt getrennt sind, während sie lateral und ventral unmerklich in die verschmolzenen lateralen und ventralen Nervenstämme übergehen.
3. Die von HEATH als präcerebral aufgefassten Ganglien (*gl*), von denen die Nerven nach dem Mundschild ausgehen, stehen nicht bloss mit der vorderen Partie der dahinterliegenden gesammelten Nervenmasse in Verbindung, sondern einige von ihnen hängen mit den freien (aber noch miteinander verschmolzenen) Teilen der Cerebrolateral- und Cerebroventralkonnektive zusammen (Fig. 33).

Da die vordere Partie des »Gehirns» von *Chaetoderma* allem Anschein nach zu den Cerebrolateral- und Cerebroventralkonnektiven gerechnet werden muss, können natürlich die Ganglien, welche mit dieser Partie zusammenhängen, nicht den Ganglien homolog sein, die mit dem unkomplizierten »Gehirn» der Neomenioideen zusammenhängen, und da die

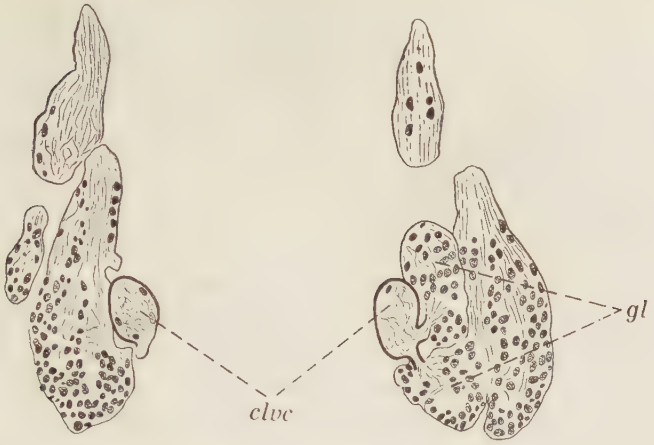

Fig. 33. *Chaetoderma nitidulum*. Horizontalschnitt durch die miteinander verschmolzenen Teile der Cerebrolateral- und Cerebroventralkonnektive. *clvc* Cerebrolateral- und Cerebroventralkonnektive, *gl* Ganglien der Nerven des Mundschildes. — Häm.-Eosin. 150 x.

fraglichen Ganglien bei *Chaetoderma* Nerven zum Mundschild und bei den Neomenioideen zum Atrium entsenden, können auch diese Organe nicht homolog sein.

Gegen die Annahme, dass der Mundschild dem Cirrenapparat des Atriums homolog ist, sprechen auch die bedeutenden Verschiedenheiten in Form und Lage zwischen den beiden Gebilden. Während der Cirrenapparat der Boden einer eingesenkten Körperpartie (des Atriums) ist und eine reich differenzierte Oberfläche hat (zwei stark bewimperte hufeisenförmige »Mundleisten» und zwischen diesen ein halbmondförmiges Feld mit wimpernlosen Cirren; vgl. Fig. 47 und 48), ist der Mundschild eine sohlenartige Erhebung des Integuments mit einer völlig glatten Oberfläche, und während der Cirrenapparat eine präorale Bildung ist (Fig. 50), liegt der Mundschild (wenigstens in typischen Fällen) postoral (Fig. 29).

Ich bin also teilweise zu demselben Schluss gekommen wie THIELE, nachdem er seine Ansicht geändert hatte. Der Nachweis, dass THIELES erste Annahme unrichtig ist, bedeutet jedoch nicht, dass seine zweite richtig ist. Im Gegensatz zu THIELE wage ich nämlich nicht zu behaupten, dass der Mundschild wie die Umgebung des Atriums von den lateralen Nervenstämmen innerviert wird. Da die Nerven nach dem Mundschild von Teilen der Cerebrolateralkonnektive ausgehen, die völlig mit den Cerebroventralkonnektiven verschmolzen sind, ist es nämlich nicht möglich zu entscheiden (wenigstens nicht ohne spezielle Nervenfärbungsmethoden, und solche hat THIELE sicherlich ebensowenig wie ich angewandt), ob die Nerven nach dem Mundschild mit den lateralen oder ventralen Komponen-

ten in Verbindung stehen. Hier lässt uns also das Nervensystem als Indikator einstweilen noch im Stich.

Glücklicherweise haben wir indes nun eine so grosse Kenntnis von dem Integument selbst gewonnen, dass wir auf Grund derselben beim Suchen nach dem Homologon des Mundschilds bei den Neomenioideen einen Schritt weiter kommen zu können scheinen.

Da das spiculatragende Integument bei den Neomenioideen direkt an das Atrium grenzt, bedeutet THIELES zweite Annahme, dass der Mundschild bei den Chaetodermatiden einem Teil dieser Integumentart bei den Neomenioideen homolog ist. Der Mundschild hat indes einen solchen Bau, dass dies im höchsten Grade unwahrscheinlich und es vielmehr wahrscheinlich ist, dass sein Homologon in der Bauchfurche der Neomenioideen zu suchen ist. Wir haben nämlich gefunden:

1. Das Mundschildintegument ermangelt aller der Elemente, welche für das spiculatragende Integument charakteristisch sind: Spicula und ihre Bildungsapparate, Riesenzellen (oder entsprechende Gebilde) sowie Zellen, die eine homogene Cuticula durch Veränderung des distalen Teils der Zellkörper bilden.
2. Das Mundschildintegument besteht dagegen aus Elementen, die wir von dem Integument der Bauchfurche kennen: Zellen, welche Zeichen aufweisen, dass sie Flimmerzellen waren, und welche dieselbe Veränderung durchgemacht haben wie die gewöhnlichsten Zellen in den inneren Blättern der Lateralfalten (Cuticularisierung der Cilien), deutliche Sinneszellen und schliesslich Drüsenzellen, welche dieselbe Form (tief eingesenkt, birnenförmig), dieselbe Anordnung zueinander (zu Lappen zusammengefügt) und dasselbe Sekret (starke Färbung mit EHRLICHS Hämatoxylin) haben wie die Drüsenzellen der Bauchfurche.

Wegen der fast vollständigen Übereinstimmung des Mundschildintegu-ments mit dem inneren Blatt der Lateralfalten (vgl. oben p. 355) könnte es am natürlichsten erscheinen anzunehmen, dass der Mundschild gerade diesen Teilen der Bauchfurche homolog ist. Jedoch glaube ich, dass dies eine zu oberflächliche Betrachtungsweise wäre. Sowohl das Integument des Mundschilds als die inneren Blätter der Lateralfalten können allem Anschein nach von einem Integument hergeleitet werden, das sich früher in der ganzen Bauchfurche befand (= ein Flimmerepithel) und noch immer in der Hauptfalte der Bauchfurche vorhanden ist. Die spezielle Übereinstimmung zwischen dem Mundschild und dem inneren Blatt der Lateralfalten braucht deshalb bloss zu bedeuten, dass, wenn ein cuticulaartiges Gebilde irgendwo in der Bauchfurche entsteht, dies immer ein Gebilde derselben Art ist (= Cuticularsaum).

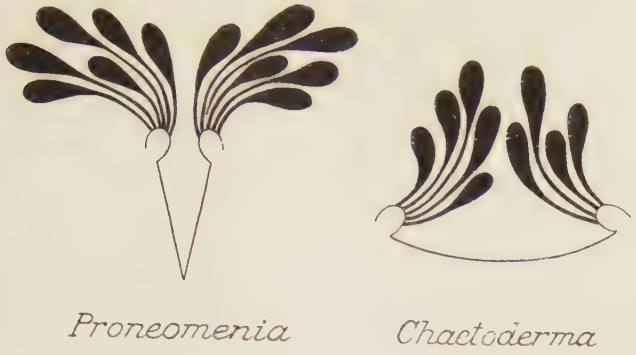

Fig. 34. Schematische Querschnitte durch die Hauptfalte von *Proneomenia* und den Mundschild von *Chaetoderma* nebst deren Drüsen.

Ein Umstand deutet auch darauf hin, dass der Mundschild statt dessen der Hauptfalte der Bauchfurche homolog ist, nämlich die Mündungsstellen der eingesenkten Drüsenzellen. Bei den Neomenioideen scheinen die Drüsenzellen hauptsächlich zwischen der Hauptfalte und den Lateralfalten zu münden, und da sie bei *Chaetoderma* auf den Rändern des Mundschilds münden, erscheint die Annahme natürlich, dass der Mundschild und die Hauptfalte, d.h. in beiden Fällen der Teil, der sich zwischen den Drüsenmündungen jeder Seite befindet, einander entsprechen. Ein Vergleich zwischen *Chaetoderma nitidulum* und *Proneomenia antarctica* (dem hinsichtlich der Bauchfurche wahrscheinlich am ursprünglichsten organisierten Repräsentanten der in dieser Arbeit behandelten Neomenioideen; vgl. oben p. 376) ist in dieser Beziehung besonders lehrreich (Fig. 34).

Ist die Annahme, dass der Mundschild und die Hauptfalte homolog sind, richtig, so müsste dies nicht ohne Bedeutung für die so umstrittene Herstammung der Solenogastren sein. Diese Homologie würde nämlich zeigen, dass das Organ der Solenogastren, welches von einigen Forschern für ein Rest eines Molluskenfusses gehalten wird, nämlich die Falte, in gewissen Fällen auch eine Form annehmen kann, welche charakteristisch für den Molluskenfuss ist. Allerdings ist der Mundschild im Vergleich z.B. mit einem Chitonfuss sehr klein und liegt sehr weit vorn im Körper, aber die Sohlenform und die postorale Lage, die doch als wesentlicher angesehen werden müssen, dürften von niemand bestritten werden können. Ebensowenig kann THIELES Behauptung, dass der Mundschild von den lateralen Nervenstämmen innerviert werde, gegen die Annahme geltend gemacht werden, dass er der Rest eines Molluskenfusses ist, denn diese Behauptung hat THIELE nicht bewiesen, und sie dürfte auch aus Gründen, welche oben (p. 381) angeführt wurden, recht schwer zu beweisen sein.

Da der Mundschild der Chaetodermatiden kaum aus einem Organ

ähnlich der Hauptfalte der Neomenioideen und die Hauptfalte ebensowenig aus einem Organ ähnlich dem Mundschild hergeleitet werden kann, es aber sehr wohl denkbar ist, dass beide diese Organe aus einem Organ ähnlich dem Fuss der Chitonen entstanden sind, so scheinen sich die Chaetodermatiden und Neomenioideen während ihrer Entwicklung so früh voneinander getrennt zu haben, dass die ihnen gemeinsame Stammform in bezug auf den Fuss chitonähnlich war.

Natürlich ist es denkbar, dass die den Chaetodermatiden und Neomenioideen gemeinsame Stammform einen Fuss hatte, der vorn sohlenförmig war und im übrigen einer Leiste glich, sowie dass sich bei den Chaetodermatiden bloss der erstgenannte Teil und bei den Neomenioideen nur der letztgenannte erhalten hat. Da aber bis jetzt nichts bekannt ist, was für eine solche Vermutung spricht, und da dieser hypothetische Fuss an und für sich recht unnatürlich erscheint, halte ich die Annahme für natürlicher, dass sowohl der Mundschild der Chaetodermatiden als auch die Falte der Neomenioideen von einem typischen Chitonfuss stammen und dass sich dieser in seiner Gesamtheit bei den beiden Solenogastrengruppen in verschiedener Weise verändert hat.

ZWEITER TEIL.

Hatten die Vorfahren der Solenogastren einen Fuss und einen Mantel ähnlich denen der Placophoren?

Im vorhergehenden wurde nur das Integument der jetzigen Solenogastren besprochen. Sowohl an und für sich als auch zwecks Beurteilung der systematischen Stellung der Solenogastren, über die man viel gestritten hat, dürfte es indes angebracht sein, in dieser Arbeit auch danach zu forschen, wie das Integument früher ausgesehen hat.

Während vor allem PELSENEER und WIRÉN dafür eingetreten sind, dass die Solenogastren früher einen Fuss und einen Mantel von derselben Art hatten wie die Placophoren oder Chitonen, ist dies von THIELE und anderen geleugnet worden. Bei meinen Studien bin ich zu dem Schluss gekommen, dass die Ansicht PELSENEERS und WIRÉNS richtig und die Ansicht THIELES unrichtig ist. Nach PELSENEER und WIRÉN sind die Bauchfurche und die Kloake Reste der Mantelhöhle. Meiner Meinung nach gilt dies auch für die sog. Schalendrüse und das Atrium.

Bei dem Vergleich mit den Solenogastren wurde vor allem *Lepidopleurus asellus* L. benutzt. Dieses Tier wurde gleichzeitig mit *Neomenia carinata* und *Chaetoderma nitidulum* in zahlreichen Exemplaren an der schwedischen Westküste gefangen und in derselben Weise fixiert wie diese (vgl. oben p. 363).

I. Die Argumente PELSENEERS und WIRÉNS.

Der Gedanke, dass die Bauchfurche und die Kloake der Solenogastren Reste einer Mantelhöhle ähnlich der der Chitonen sind, ist zuerst von PELSENEER (1890, p. 493) ausgesprochen worden.

PELSENEER ging von den Verhältnissen bei *Cryptoplax (Chitonellus) larvaeformis* aus, einem Chiton mit wurmförmigem Körper, schwachen Schalenstücken, schmalem Fuss und wenigen, kleinen Kiemen nur im hinteren Teil der Mantelhöhle. Diese Organisation betrachtete er als stark spezialisiert im Sinne einer beginnenden Regression und als ein Übergangsstadium zur Organisation der Solenogastren. Bei den letzteren sind

also die Schalenstücke nach PELSENEER ganz verschwunden und die Kiemen und der Fuss reduziert worden. Die ersteren »n'existent plus qu'aux côtés de l'anus», der letztere ist »réduit à une simple saillie dans le sillon ventral». Hieraus geht hervor, dass PELSENEER die Kloake (welche die Kiemen einschliesst) und die Bauchfurche (welche die Falte enthält) als Reste der Mantelhöhle der Chitonen auffasste.

Nach WIRÉN (1892: 2, p. 85) kann man nicht, wie PELSENEER, annehmen, dass die Solenogastren direkt von den Chitonen abstammen. Da die ersteren in gewissen Beziehungen (nach WIRÉN im Bau des Nervensystems und des Coeloms) ursprünglichere Züge aufweisen als die letzteren, müssen wir nach ihm statt dessen voraussetzen, dass die beiden Tiergruppen einen gemeinsamen Ursprung haben. Auch nach WIRÉN muss man jedoch annehmen, dass die Stammform einen Fuss und einen Mantel von derselben Art wie bei den Chitonen hatte. Als Gründe hierfür führt er an:

1. Während das Integument des ganzen Körpers bei den Solenogastren mit Ausnahme an der Bauchfurche und der Kloake durch seine dicke Cuticula, seine Epithelpapillen und seine Spicula eine unverkennbare Ähnlichkeit mit dem Integument des Mantels bei den Chitonen zeigt, erinnern die Integumente der Bauchfurche und der Kloake, die bei den meisten Solenogastren miteinander zusammenhängen, durch ihre Flimmer- und Drüsenzellen an das Integument der Mantelhöhle bei den Chitonen.
2. Der Enddarm und die Ausführgänge des Pericardiums, die bei den Chitonen im hinteren Teil der Mantelhöhle münden, münden bei den Solenogastren in der Kloake.
3. Die Kiemen von *Chaetoderma,* die den Kiemen in der Mantelhöhle der Chitonen ähneln, sitzen in der Kloake.

Im Unterschied zu PELSENEER ist WIRÉN jedoch nicht überzeugt, dass die Falte ein Rudiment des Fusses ist. Dies hat seinen Grund allem Anschein nach darin, dass er bei *Neomenia carinata* neun gleichwertige Falten konstatieren zu können glaubte. Die Falten, mögen sie nun eine oder mehrere sein, können nach WIRÉN denkbarerweise selbständig an der Stelle des verschwundenen Fusses entstanden sein.

Auch HEATH hat Belege für die Ansicht geliefert, dass die Solenogastren eine Körperform hatten, die der der Chitonen in den oben genannten Hinsichten ähnelte. Bei sorgfältigen Untersuchungen über die Kiemen der Chaetodermatiden stellte er so grosse Übereinstimmungen zwischen diesen und denen der Chitonen fest, dass eine Entstehung der Kiemen durch konvergente Entwicklung als sehr unwahrscheinlich angesehen werden muss: »But when it comes to the Chaetoderma type of gill the evidence that it

is a development of the anal or proctodael walls is far from being conclusive. If such a type of gill were to be found among the Gastropoda I venture to say it would unhesitatingly be considered as a ctenidium. It has the same macroscopic and microscopic structure, the same blood circulation, musculature, and innervation as the Chiton or Haliotis gill for example» (1918, p. 255). Ferner hat er die Annahme wahrscheinlich gemacht, dass die Falte bei den Solenogastren und der Fuss der Chitonen wirklich homolog sind, indem er nachwies, dass die Falte und die Bauchdrüse bei den Solenogastren dieselbe Lage zueinander haben wie die Kriechsohle und die Drüsen bei einem jungen Chiton (1918, p. 256).

Endlich kann angeführt werden, dass auch eine meiner im vorigen Teil mitgeteilten Beobachtungen für die Richtigkeit der genannten Ansicht spricht. Nachdem ich gezeigt habe (vgl. oben p. 358 und 373), dass die sog. Lateralfalten bei *Proneomenia antarctica* und das äusserste Paar der neun Falten von *Neomenia carinata* eigentlich nicht als Falten in der Bauchfurche zu betrachten sind (zu welcher bloss die inneren Blätter dieser Falten gehören), sowie dass von den übrigen sieben Falten von *Neomenia carinata* drei Paar wahrscheinlich sekundär entstanden sind, scheint kein so grosser Anlass mehr für Wirén's Skepsis gegen die Annahme vorzuliegen, dass die für die Solenogastren typische Falte dem Fuss der Chitonen entspricht. Nach diesen Beobachtungen ist es nämlich wahrscheinlich, dass bei allen Solenogastren mit Bauchfurche und Falten stets eine Falte vorhanden ist, welche konstant ist und ihr Homologon bei den übrigen Formen hat. Diese ist bei der Mehrzahl der Neomenioideen die einzige vorhandene Falte und bei Formen mit mehreren Falten die unpaare Mittelfalte.

Eigentlich liefern alle diese Beobachtungen nur dafür eine direkte Stütze, dass die Bauchfurche und die Falte der Solenogastren einerseits und die Mantelhöhle und der Fuss der Chitonen andererseits homolog sind. Dass die diesbezüglichen Verhältnisse bei den Chitonen ursprünglicher und dass die bei den Solenogastren aus ihnen entstanden sind, ist jedoch fast selbstverständlich. Da die Entstehung des Chitonfusses, wie Wirén (1892: 2, p. 31) betont, eine breite muskulöse (sohlige) Bauchseite voraussetzt, erscheint die Annahme, dass die Falte und die Bauchfurche der Solenogastren Reste eines Fusses und einer Mantelhöhle ähnlich denen der Chitonen sind, viel natürlicher als die, dass sie den ersten phylogenetischen Schritt zu den letzteren darstellen.

II. Neue Argumente.

A. Die Morphologie der Schalendrüse.

Dass die Schalendrüse der Solenogastren der Rest einer früheren Mantelhöhle ist, ergibt sich meines Erachtens aus einem Vergleich zwischen den Urogenitalsystemen der Solenogastren und der Placophoren.

Sowohl bei den Solenogastren wie bei den Placophoren besteht das Urogenitalsystem bekanntlich aus einer Geschlechtsdrüse (Genitalcoelom) und einem hinter dieser liegenden Herzbeutel (Pericardialcoelom) sowie Ausführgängen. Wie Fig. 35, 36 und 37 zeigen, sind die beiden Systeme darin voneinander verschieden, dass bei den Chitonen Gonade (*g*) und Pericardium (*pe*) ganz voneinander getrennt und je mit einem Paar Ausführgänge (Gonodukte und Nephridien; *gd* und *ne*) ausgestattet sind, welche nacheinander in den hinteren Teil der Mantelhöhle (*mh*) münden, während bei den Solenogastren die Ausführgänge der Gonade nicht selbständig münden, sondern im Pericardium (Gonopericardialgänge: *gpg*). Wichtig ist auch, dass die Ausführgänge des Pericardiums bei den Solenogastren aus zwei verschiedenen Teilen bestehen, einem nach vorn gerichteten, schmalen (*gd*), der vom Pericardium ausgeht, und einem nach hinten gerichteten, groben Teil (*schdr*), der in die Kloake mündet. Der letztgenannte Teil wird die Schalendrüse genannt.

Bei *Proneomenia antarctica* vereinigen sich, wie aus Fig. 35 ersichtlich ist, die beiden Schalendrüsenteile vor der Einmündung ($\ddot{o}_3$) in die Kloake, wodurch eine einheitliche, U-förmige Schalendrüse gebildet wird. Dies kann als das für die Neomenioideen Typische bezeichnet werden, kommt aber nicht immer vor. Es sind auch Formen beschrieben worden (*Anamenia, Notomenia, Archaeomenia, Phylomenia, Wirenia,* sowie die Chaetodermatiden), bei denen die beiden Schalendrüsenteile in ihrer ganzen Ausdehnung getrennt bleiben. Da festgestellt worden ist (Thiele 1894, p. 294 und Nierstrasz 1902, p. 17), dass die Schalendrüsenteile auch bei jungen Tieren in ihrer ganzen Länge getrennt sind, bei denen sie in erwachsenem Zustand distal verschmolzen sind, kann die gewöhnliche Ansicht (Thiele 1906, p. 323; Plate 1901, p. 550; Nierstrasz 1905,

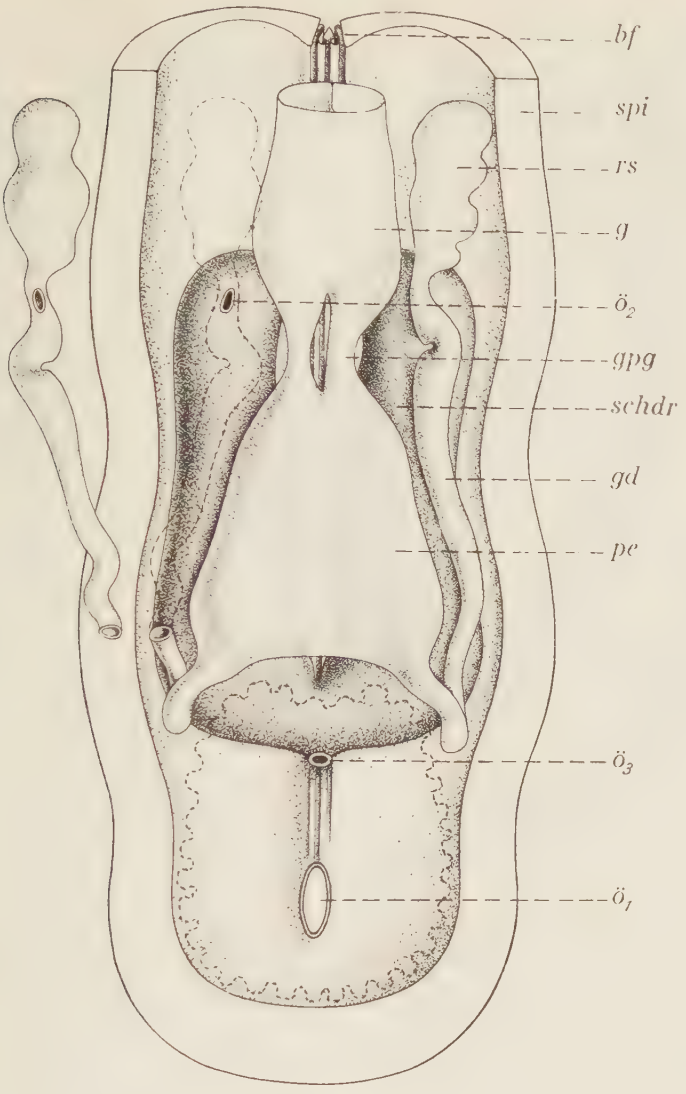

Fig. 35. *Proneomenia antarctica.* Hinterer Teil der ventralen Körperwand mit dem Urogenitalsystem von oben. *bf* Bauchfurche, *g* Gonade, *gd* nach vorn gerichteter (nicht drüsiger) Teil des Gonoduktes, *gpg* Gonopericardialgang, $ö_1$ Kloakenöffnung, $ö_2$ der abgeschnittene Übergang zwischen dem nach vorn gerichteten Teil des Gonoduktes und der Schalendrüse, $ö_3$ Öffnung der Schalendrüse in die Kloake, *pe* Pericardium, *rs* Receptaculum seminis, *schdr* Schalendrüse (= nach hinten gerichteter Teil des Gonoduktes), *spi* spiculatragendes Integument. — 15 x.

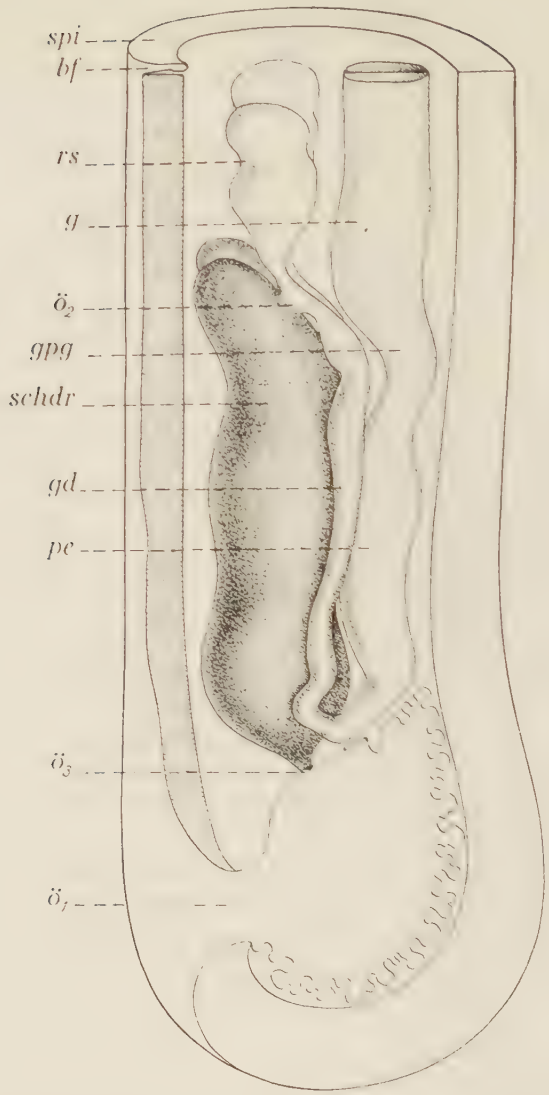

Fig. 36. *Proneomenia antarctica.* Hinterer Teil der rechten Körperwand mit dem Urogenitalsystem von der Seite.
Erklärung siehe Fig. 35. — 15 x.

p. 698), dass getrennte Schalendrüsenteile einen ursprünglicheren Zustand repräsentieren, als wohlbegründet bezeichnet werden.

Die Schalendrüse zeigt ein eigentümliches Epithelgewebe, das am eingehendsten von WIRÉN (1892: 1, p. 56 und 1892: 2, p. 49) untersucht worden ist. Obgleich einschichtig, ist es sehr hoch und besteht aus zwei Arten von Zellen: Flimmerzellen und Drüsenzellen. Nach WIRÉN bilden

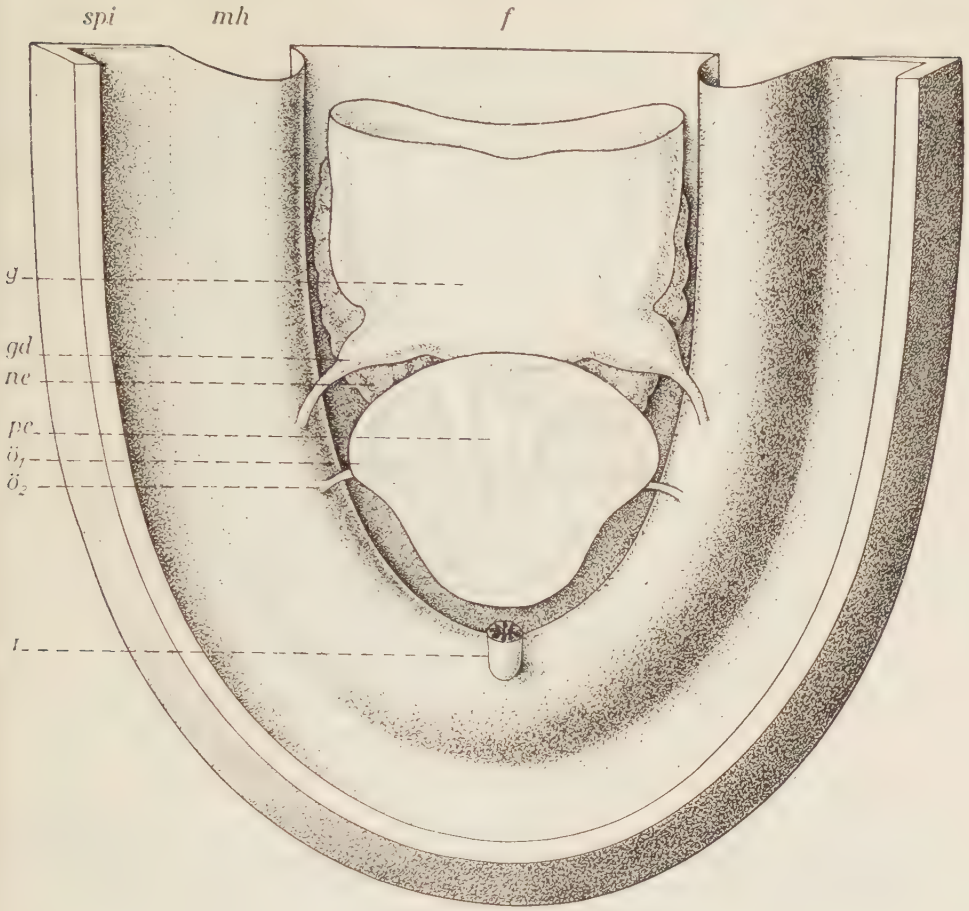

Fig. 37. *Lepidopleurus asellus*. Hinterer Teil der ventralen Körperwand mit dem Urogenitalsystem von oben. *f* Integument des Fusses, *g* Gonade, *gd* Gonodukt, *mh* Integument der Mantelhöhle, *ne* Nephridium, $ö_1$ Öffnung des Nephridiums in der ventralen Wand des Pericardiums, $ö_2$ Öffnung des Nephridiums in die Mantelhöhle, *pe* Pericardium, *r* Enddarm, *spi* spiculatragendes Integument. — 30 x.

die erstgenannten honigwabenähnlich gestellte Wände mit Cilien an den äusseren Rändern, und die letzteren liegen in den von den Flimmerzellwänden begrenzten Höhlungen, je eine in jedem Raum. Während die Kerne der Flimmerzellen nach WIRÉN schmal und hoch, fast stäbchenförmig sind und ziemlich hoch in den Zellen liegen, sind die Kerne der Drüsenzellen beinahe rund und liegen immer im unteren Teil der Zellen. Diese Auffassung vom Bau des Schalendrüsenepithels habe auch ich bei der Untersuchung meiner Präparate gewonnen (Fig. 38). Nur kann ich

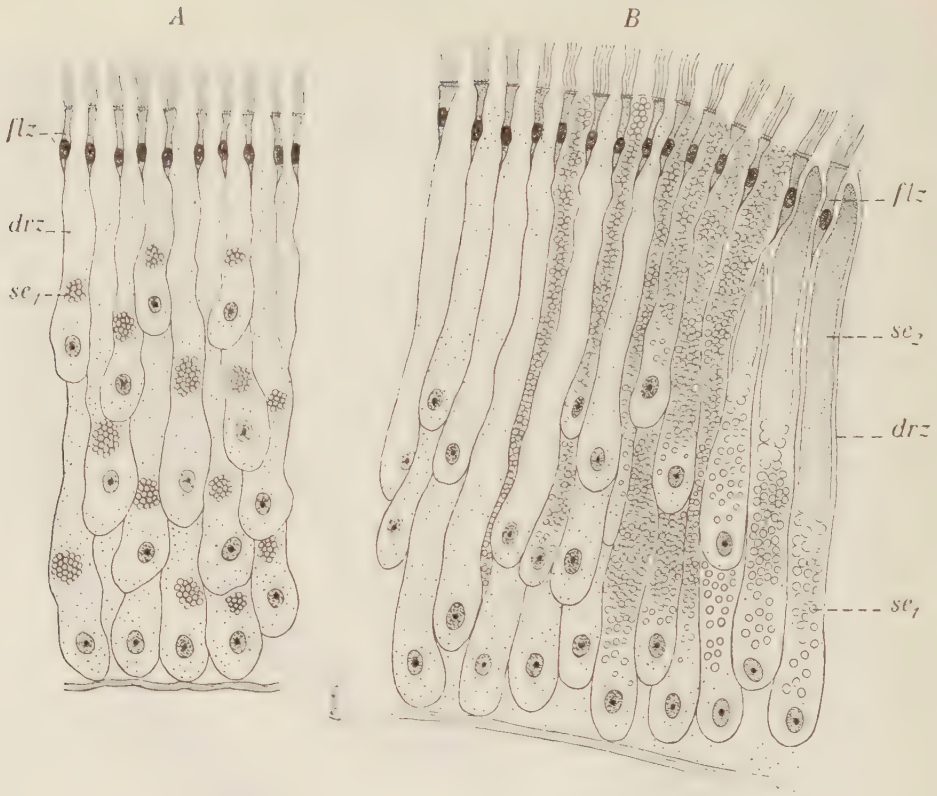

Fig. 38. *Neomenia carinata* (*A*) und *Proneomenia antarctica* (*B*). Schnitt durch das Epithel der Schalendrüse. *drz* Drüsenzelle, *flz* Flimmerzelle, se_1 Körnchen, welche eine Vorstufe des Sekretes darstellen, se_2 das fertige Sekret. — Häm.-Eosin. 300 x.

die Kerne der Flimmerzellen (*flz*) nicht als stäbchenförmig bezeichnen. Ausser an ihrer Lage lassen sie sich jedoch dadurch leicht von den Kernen der Drüsenzellen (*drz*) unterscheiden, dass sie bedeutend kleiner und dichter sind als diese. Auch konnte ich bei meinen Beobachtungen feststellen, dass die Cilien sowohl mit Blepharosomen als mit Bulbi ausgestattet sind, weshalb die distal erweiterten Flimmerzellen aussen von einem doppelten Saum begrenzt zu sein scheinen.

Über das Sekret der Drüsenzellen hat vor allem HEATH (1911 und 1918) Beobachtungen (an vielen Tieren) gemacht. Nach ihm bildet sich das Sekret in Form von Körnern, welche später zu einer homogenen Masse verschmelzen, die fast die ganze Zelle ausfüllt. Dies ist auch bei meinen Präparaten (Fig. 38 se_1) deutlich zu sehen. Nach HEATH ist das Sekret

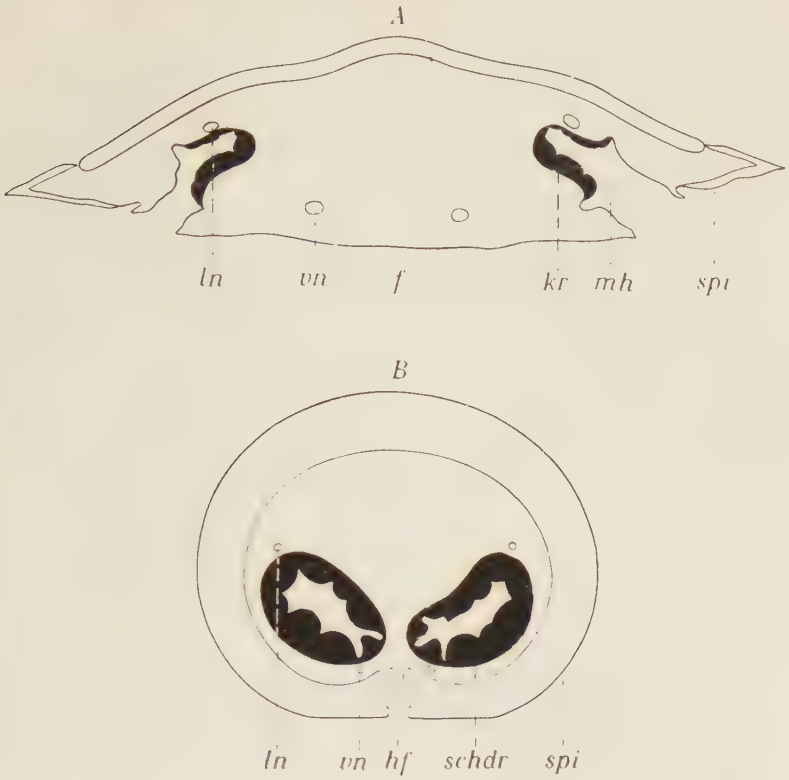

Fig. 39. *Lepidopleurus asellus* (*A*) und *Proneomenia antarctica* (*B*). Die Lage der Schleimkrausen und der Schalendrüse im Querschnitt des Körpers. *f* Fuss, *hf* Hauptfalte der Bauchfurche, *kr* Schleimkrausen, *ln* lateraler Nervenstrang, *mh* Mantelhöhle, *schdr* Schalendrüse, *spi* spiculatragendes Integument, *vn* ventraler Nervenstrang. — *A* 25 x, *B* 12 x.

bei verschiedenen Gelegenheiten und in verschiedenen Teilen der Schalendrüse bisweilen basophil, bisweilen eosinophil. Bei meinen Präparaten ist es immer ausgesprochen eosinophil.

Im allgemeinen ist man der Ansicht, dass die Ausführgänge des Pericardiums bei den Solenogastren den Nephridien der Chitonen homolog sind, was ja wegen der gleichartigen Lage eine natürliche Annahme ist. Dass die Gänge bei den Solenogastren ausschliesslich als Gonodukte fungieren (möglicherweise mit Ausnahme der Chaetodermatiden, da WIRÉN 1892: 1, p. 55 bei *Chaetoderma nitidulum* auch eine Nierenfunktion dieser Gänge konstatiert zu haben glaubt), braucht natürlich keinen Anlass zu geben, ihre morphologische Natur von Nephridien zu bezweifeln.

Ganz allein in der Literatur steht THIELE mit seiner Ansicht (1902: 1, p. 319), dass die Schalendrüsenteile der Gonodukte bei den Solenogastren

höchst wahrscheinlich ektodermalen Ursprungs sind» und dass also bei den Nephridien der Chitonen »ein entsprechender Abschnitt fehlen dürfte — eine Ansicht, für die ich jedoch (ebenso wie Nierstrasz 1908: 2, p. 282) keinerlei Begründung bei ihm finden kann.

Meiner Meinung nach ist die Schalendrüse der Solenogastren den Teilen der Mantelhöhle der Chitonen homolog, die bei einer Anzahl Formen mit einem sog. Schleimkrausenepithel bekleidet sind, und ist bei den Neomenioideen in der Weise gebildet worden, dass gleichartige Teile der Stammform von dem übrigen Mantelhöhlenintegument abgeschnürt worden sind (Fig. 39). (Die Chaetodermatiden zeigen hier wie in so vielem andern abweichende Verhältnisse, weshalb ich diese für sich behandeln werde, nachdem der Sachverhalt bei den Neomenioideen im Ganzen dargestellt worden ist). Die Argumente für meine Ansicht sind folgende:

1. Der histologische Bau der Schalendrüse stimmt in schlagender Weise mit dem der Schleimkrausen der Chitonen überein.
2. Sowohl hinsichtlich ihrer Form als ihres Anschlusses an andere Organe stimmt die Schalendrüse der Neomenioideen mit den Teilen der Mantelhöhle überein, die bei den Chitonen mit einem Schleimkrausenepithel bekleidet sein können.
3. Der phylogenetische Zusammenhang zwischen den ganzen Urogenitalsystemen der Neomenioideen und der Placophoren, der bisher grosse Schwierigkeiten bereitet hat, erklärt sich einfach, wenn man annimmt, dass die Schalendrüse in der oben angegebenen Weise entstanden ist.

Erstes Argument. Die Schleimkrausen der Chitonen sind Leisten aus einem besonders hohen Epithel, die sich bei einer Anzahl Arten von der Gegend der Enddarmöffnung mehr oder minder weit nach vorn in die Mantelhöhle erstrecken. Nach Plate (1901, p. 417), der das Auftreten dieser Gebilde besonders eingehend studiert hat, kann man vier verschiedene, parallel verlaufende Schleimkrausen unterscheiden (die ihrer Lage nach als neurale, pedale, palliale und branchiale Schleimkrausen bezeichnet werden), wobei jedoch zu bemerken ist, dass bei ein und derselben Art höchstens drei, meist nur zwei (die pedale und die neurale) zugleich vorkommen. Von grossem Interesse ist Plates Feststellung, dass die Schleimkrausen im allgemeinen nur bei niederen Chitonen auftreten, aber verschwinden, wenn die Organisation eine gewisse Höhe erreicht hat, die in dem holobranchialen Typus, im Besitz von Schalenaugen, in hochdifferenzierten Hartgebilden des Mantels oder in anderer Weise zum Ausdruck gelangt.

Über den histologischen Aufbau der Schleimkrausen macht Plate indes nur sehr unvollständige Angaben. Spezielle Untersuchungen hier-

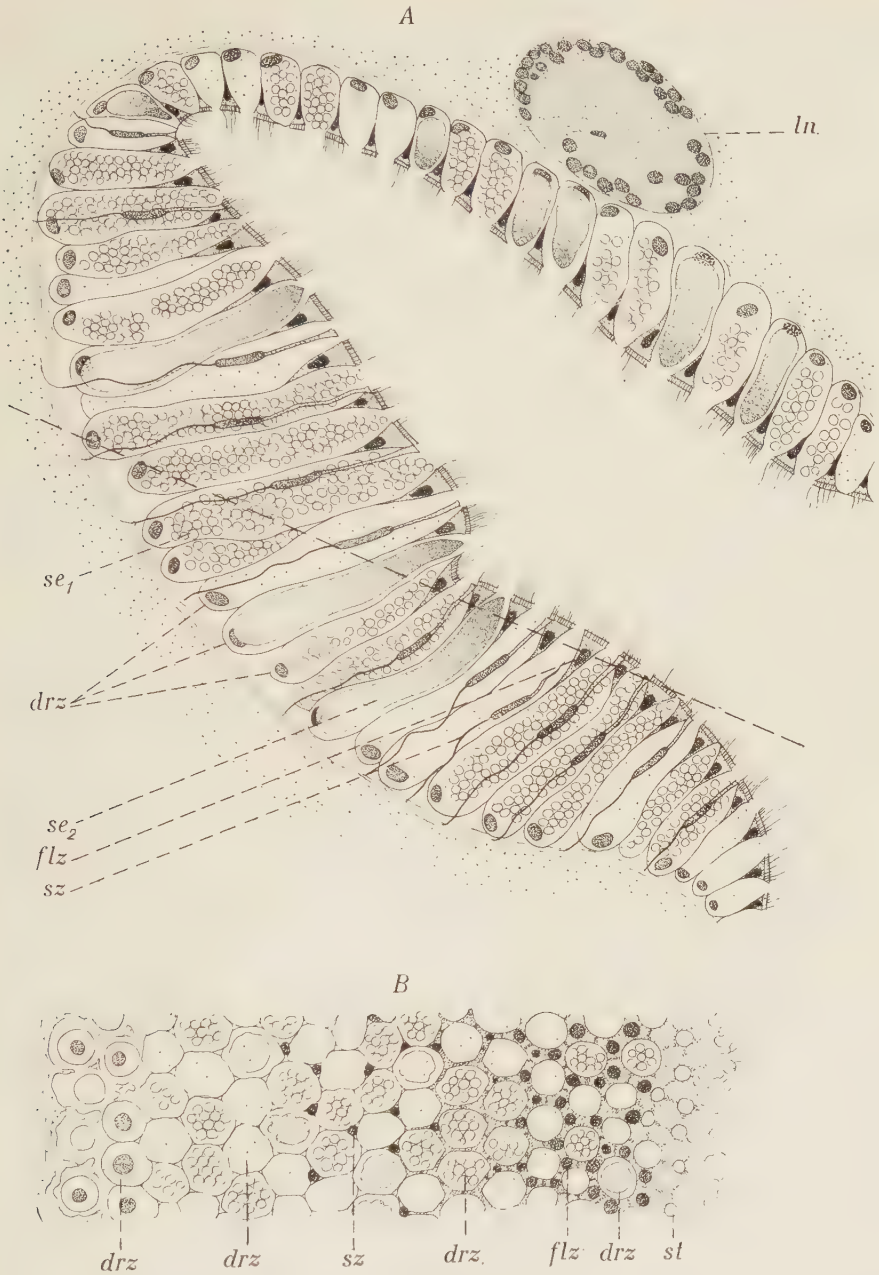

Fig. 40. *Lepidopleurus asellus*. *A* Querschnitt durch die Schleimkrausen, *B* etwas schräger Horizontalschnitt durch die pedale Schleimkrause (die gestrichelte Linie in *A*). *drz* Drüsenzellen, *flz* Flimmerzelle, *ln* lateraler Nervenstrang, se_1 Körnchen, welche eine Vorstufe des Sekretes darstellen, se_2 das fertige Sekret, *st* Öffnung einer Drüsenzelle, *sz* Sinneszelle oder Kern einer Sinneszelle. — Eisenhäm.-Pikrof. 300 x.

über findet man vor allem bei BLUMRICH (1891, p. 461) und v. KNORRE (1925, p. 600). Nach dem erstgenannten sind die Schleimkrausen von zwei Arten von Zellen aufgebaut: 1. unzweideutigen Drüsenzellen, welche schlauchförmig sind und einen basalgestellten Kern besitzen, sowie 2. fadenförmigen Zellen, welche distal erweitert sind und ihren Kern in diesem Teil der Zelle haben. BLUMRICH ist der Ansicht, dass die letzteren Sinneszellen sind, die ein zusammenhängendes Netzwerk bilden, in dessen Maschen je eine Drüsenzelle steht.

v. KNORRE glaubt indes im Schleimkrausenepithel von *Ischnochiton herdmani* nicht bloss zwei, sondern drei verschiedene Zellarten konstatiert zu haben. Diese sind:

1. Hohe, schmale Zellen, welche Cilien tragen, einen schmalen chromatinreichen Kern besitzen und mit der Basalmembran durch einen feinen Plasmafaden in Verbindung stehen. »Der Cilienbesatz ist nicht immer nachzuweisen, da er sehr leicht abfällt. Die Cilien scheinen kürzer zu sein als die Wimpern der Flimmerzellen des normalen Kiemenrinnenepithels.» Diesen Zellen schreibt v. KNORRE eine stützende Funktion zu.
2. Schlauchförmige Drüsenzellen, die einen grossen, polymorphen, basalgestellten Kern haben und deren Sekret eosinophil ist. Bisweilen hat er Kügelchen in den Zellen beobachtet, die auch von Eosin gefärbt werden.
3. »Pinselzellen», welche aus einem distal kurzen, im Sagittalschnitt dreieckigen Zellkörper und einem proximal langen, sehr feinen Plasmafaden bestehen, der den Zellkörper mit der Basalmembran verbindet. Die Kerne sind gross, oval oder rund und liegen in einer Höhe, über den langgestreckten Kernen der erstgenannten Art von Zellen. Die Zellen tragen lange Cilienschöpfe. Bevor die Cilien in die Basalkörper übergehen, sind deutlich wahrnehmbare Bulbi in ihren Verlauf eingeschaltet, wodurch das distale Ende der Zellen doppelt besäumt und zart parallel gestrichelt erscheint. Diese Zellen hält v. KNORRE für Sinneszellen.

Die Resultate meiner Untersuchungen über die Histologie des Schleimkrausenepithels bei *Lepidopleurus asellus* sind aus Fig. 40 ersichtlich. Wie man sieht, weist diese Art grosse Übereinstimmungen mit *Ischnochiton herdmani* auf. Auf einem Schnitt, der die Zellen der Länge nach getroffen hat, lassen sich alle drei Zellarten v. KNORRES leicht identifizieren: 1. die hohen, schlanken Zellen mit stäbchenförmigem Kern und proximalem Plasmafaden (*sz*), 2. die Drüsenzellen (*drz*), welche bei *Lepidopleurus asellus* ungemein reich an eosinophilen Körnern (se_1) sind, die sich als Vorstadien der gleichfalls eosinophilen, homogenen Sekretmasse

(se_2) erweisen, und endlich 3. die umgekehrt kegelförmigen »Pinselzellen» (*flz*) mit relativ langen Cilienschöpfen. Sogar die beiden von v. KNORRE bei *Ischnochiton* beschriebenen parallelverlaufenden Säume (gebildet von den Blepharosomen und den Bulben der Cilien) im distalen Ende dieser Zellen sowie die feine transversale Strichelung zwischen den Säumen sind auch bei *Lepidopleurus asellus* vorhanden.

Diesen Übereinstimmungen, welche die Identität der drei Zellarten bei *Ischnochiton* und *Lepidopleurus* sicherzustellen scheinen, stehen aber Verschiedenheiten gegenüber. Diese sind jedoch von solcher Art, dass sie nicht real zu sein, sondern ihre Ursache in unrichtigen Beobachtungen v. KNORRES zu haben scheinen.

Aus v. KNORRES Beschreibung gewinnt man den Eindruck, dass die hohen, schmalen Zellen, denen er eine Stützfunktion zuschreibt (1), zu den Grundbestandteilen des Schleimkrausenepithels gehören und daher in diesem allgemein verbreitet sein müssen. Andererseits bedeutet seine Ansicht, wonach die sog. »Pinselzellen» (3) Sinneszellen sind, dass diese Zellen im Schleimkrausenepithel mehr sporadisch vorkommen. Dies spricht er übrigens direkt aus: »Ob die Pinselzellen einen integrierenden Bestandteil der Schleimkrause darstellen, vermag ich nicht zu entscheiden. Wir müssen annehmen, dass die Kiemenrinne reich an Sinneszellen ist. Es mag daher möglich sein, dass diese Sinneszellen im Laufe der phyletischen Entwicklung sekundär in die Schleimkrause hineinbezogen worden sind.

Das gerade Gegenteil hat sich indes bei meinen Untersuchungen von *Lepidopleurus asellus* herausgestellt. Einerseits treten v. KNORRES »Pinselzellen» durchweg allgemein im Schleimkrausenepithel auf, indem sie überall den oberen, schmaleren Teil der Drüsenzellen umgeben. Auf einem Schnitt, der das Schleimkrausenepithel tangential getroffen hat (Fig 40 *B*), sieht man daher die Stomata der Drüsenzellen (*st*) konsequent in die Löcher des dickmaschigen Netzwerks eingefügt, das von den distalen Endanschwellungen der »Pinselzellen» (*flz*) gebildet wird. Was andererseits die hohen, schmalen Zellen (*sz*) betrifft, so zeigen sie dieses allgemeine Vorkommen nicht. In der neuralen Schleimkrause scheinen sie ganz zu fehlen, und auch in der pedalen Schleimkrause, wo sie im allgemeinen sehr reichlich angetroffen werden, finden sich Gebiete, wo sie spärlich sind oder gänzlich vermisst werden.

Studiert man Schnitte, auf denen die Zellen transversal in verschiedenen Niveaus geschnitten sind, z.B. einen etwas schrägen Horizontalschnitt durch das Schleimkrausenepithel (Fig. 40 *B*), so gewinnt man auch eine andere Auffassung von der Form der »Pinselzellen» als nach v. KNORRES Beschreibung. Es zeigt sich nämlich dann, dass die Zellen proximal nicht in einen Faden übergehen, wie v. KNORRE angibt, sondern nach unten

zu immer dünneren Wänden oder Lamellen zwischen den hier dicht aneinandergedrängten und deshalb im Querschnitt polygonalen Drüsenzellen werden. (Wenn v. KNORRES Auffassung auch unrichtig ist, so ist sie doch ganz erklärlich, denn im Profil sieht eine Lamelle ja wie ein Faden aus.) Wie weit nach unten zwischen die Drüsenzellen die »Pinselzellen» reichen, lässt sich kaum exakt feststellen, da sie allmählich zwischen den Drüsenzellen verklingen.

Zellen, die in dieser Weise gebaut und in das Gewebe eingefügt sind, können schwerlich Sinneszellen sein, wie v. KNORRE annimmt. Ihre Anordnung spricht für eine Stützfunktion und ihre langen, weichen Flimmerhaare dafür, dass sie Strömungen hervorbringen sollen — ob zum Zwecke der Zirkulation des Atmungswassers in der Mantelhöhle oder für den Transport von Produkten der Drüsenzellen, sei dahingestellt, vermutlich dienen sie beiden Aufgaben.

Die Annahme einer nervösen Funktion passt meines Erachtens besser für die hohen, schmalen Zellen (*sz*), welche v. KNORRE für Stützzellen hält. Oben habe ich gezeigt, dass sie nach der Art ihres Auftretens im Schleimkrausenepithel nicht zu dessen Grundbestandteilen gerechnet werden können, und namentlich so, wie sie bei meinen Präparaten von *Lepidopleurus asellus* erscheinen, ist ihr ganzer Habitus der einer Sinneszelle. Aber auch v. KNORRES Schilderung und Abbildung derselben widerspricht einer solchen Annahme nicht. Nach seiner und meiner Beschreibung sind sie hoch, schmal und mit einem stäbchenförmigen Kern versehen, und v. KNORRES Angabe, dass sie unten in einen feinen Faden übergehen, fand ich bei *Lepidopleurus* bestätigt. Meine Versuche, diesen Faden auch ausserhalb des Schleimkrausenepithels zu verfolgen, haben allerdings keine sicheren Resultate gezeitigt, aber dies braucht nicht zu bedeuten, dass eine solche Fortsetzung nicht existiert. Unmittelbar unter dem Schleimkrausenepithel liegt nämlich eine Lage feiner Muskelfasern, zwischen denen eventuelle Nervenfasern äusserst schwer zu entdecken sein müssen.

Was v. KNORRES Angabe betrifft, dass diese Zellen Cilien besitzen, so habe ich solche bei *Lepidopleurus asellus* nicht beobachten können. Auch erscheint mir seine diesbezügliche Behauptung unsicher. Ein Ausdruck wie »Der Cilienbesatz ist nicht immer nachzuweisen, da er sehr leicht abfällt» deutet ja nicht auf einen höheren Grad von Sicherheit der Beobachtung. Da sich ferner gezeigt hat, dass v. KNORRE die grosse Rolle, welche die »Pinselzellen» beim Aufbau des Schleimkrausenepithels spielen, nicht erkannt hat, erscheint es nicht unmöglich, dass er auch den Bau dieser Zellen, was das Vorhandensein von Cilien anlangt, missverstanden hat. Der Umstand, dass die Zellen mit ihrem oberen, relativ schmalen Ende gerade bis zur Oberfläche reichen, die in so hohem Grade von dem kräftigen Cilienbesatz der »Pinselzellen» beherrscht wird, dürfte recht

leicht zu der Ansicht führen können, dass sie mitunter mit Cilien versehen sind, auch wenn dies in Wirklichkeit nicht der Fall ist.

Die Auffassung, die ich von der Histologie des Schleimkrausenepithels gewonnen habe, kann also folgendermassen zusammengefasst werden:

Die Grundbestandteile bestehen aus zwei Arten von Zellen, Flimmerzellen (die »Pinselzellen» v. KNORRES) und Drüsenzellen. Die ersteren bilden ein zusammenhängendes Netzwerk von vertikalen, distal dicken und proximal dünnen Wänden. Die Kerne, welche relativ kurz und dick sind, liegen im distalen, plasmareichen Teil der Zellen, und die Flimmerhaare sind mit Bulbi ausgestattet. Die Drüsenzellen, welche schlauchförmig sind und einen distal schmaler werdenden Teil besitzen, liegen in den von den Flimmerzellen begrenzten Hohlräumen, je eine in jedem Raum, und öffnen sich nach aussen durch deutliche Stomata. Ihre Kerne sind fast rund und liegen frei im unteren Teil der Zellen. Das Sekret besteht aus eosinophilen, relativ grossen, sphärischen Körnern (Tropfen?), die zu einer homogenen, gleichfalls eosinophilen Masse verschmelzen. Die Färbung des Sekrets (schon von v. KNORRE hervorgehoben) spricht entschieden dagegen, dass die Zellen Schleimzellen sind. (Der von PLATE geprägte und in den modernen Handbüchern gebrauchte Name »Schleimkrausen» muss deshalb als ungeeignet bezeichnet werden.) — Ausser diesen Zellen treten im Schleimkrausenepithel hohe, schmale Zellen auf, deren proximaler Teil in einen schmalen Plasmafaden übergeht und deren Kern stäbchenförmig ist und in einem mittleren Niveau des Epithels liegt. Da diese Zellen nicht in allen Teilen des Schleimkrausenepithels vorkommen (in der pedalen Schleimkrause sind sie jedoch sehr reichlich vertreten), können sie nicht zu den Grundbestandteilen des Schleimkrausenepithels gerechnet werden. Sowohl das Aussehen wie das Auftreten sprechen dafür, dass diese Zellen Sinneszellen sind.

Wir finden also, dass das Schleimkrausenepithel der Chitonen in wesentlichen Beziehungen dem Schalendrüsenepithel der Neomenioideen gleicht. In beiden Fällen bestehen die Grundbestandteile aus Flimmerzellen und Drüsenzellen, die eine charakteristische honigwabenähnliche Organisation haben, und auch in solchen Einzelheiten wie das Aussehen und die Lage der Kerne, die Differenzierung der Cilien (Bulbi) sowie die Beschaffenheit und Bildungsweise des Sekrets stimmen die beiden Epithelien überein. Dass die hohen, schlanken Zellen in den Schleimkrausen der Chitonen, welche wahrscheinlich Sinneszellen sind, in der Schalendrüse der Neomenioideen fehlen, braucht die Annahme nicht zu erschüttern, dass die beiden Gebilde homolog sind. Für Sinneszellen kann ein Tier kaum Verwendung in einem Organ wie die Schalendrüse haben, die ein inneres Organ ist und mit der Aussenwelt nur durch einen engen Porus und einen anderen Hohlraum (die Kloake) kommuniziert.

Zweites Argument. Wie die schematische Figur 41 zeigt, bilden sowohl die Schalendrüse (*schdr*) und die Kloake (*kl*) der Neomenioideen als die mit Schleimkrausenepithel bekleideten Teile der Mantelhöhle der Chitonen (mh_1) nebst einer von diesem Epithel freien Partie um den Enddarm (mh_2) einen U-förmigen Komplex, in dem die Schalendrüse bzw. das Schleimkrausenepithel die Schenkel sind, während die Kloake bzw. die vom Schleimkrausenepithel freie Partie um den Enddarm das Mittelstück darstellen. Der einzige wesentlichere Unterschied besteht darin, dass die Schenkel des Komplexes bei den Neomenioideen (= die Schalendrüse) geschlossene Röhren sind, während dieser Komplex bei den Chitonen in seiner ganzen Ausdehnung eine ventral offene Rinne ist (Fig. 39). Das Mittelstück (die Kloake) ist jedoch auch bei den Neomenioideen nach der Bauchseite offen.

Besonders gross ist die Ähnlichkeit, wenn man die Chitonen und die Jugendformen der Neomenioideen miteinander vergleicht (Fig. 41 *A* und *B*). Was aber die Organisation betrifft, welche man bei erwachsenen Neomenioideen meist findet und die dadurch gekennzeichnet ist, dass die Schalendrüsenteile kaudal vor der Kloake verschmolzen sind (Fig. 41 *C*), so kann man bei ihr einfach an den obigen Gedankengang anknüpfen. Wie Fig. 41 zeigt, bilden die Chitonen, die Neomenioideen mit getrennten und die Neomenioideen mit kaudal verschmolzenen Schalendrüsenteilen eine Formserie, in der die Chitonen ein mehr indifferentes Ausgangsstadium, die Neomenioideen mit getrennten Schalendrüsenteilen ein Zwischenstadium und die Neomenioideen mit verschmolzenen Schalendrüsenteilen ein Endstadium darstellen.

Die Annahme, dass die Schalendrüse der Neomenioideen der Rest einer Mantelhöhle ist, bedeutet folglich bloss, dass sich die rinnenförmigen Schenkel des U-förmigen Komplexes bei einer chitonähnlichen Stammform zu Röhren geschlossen haben, d.h. der Länge nach von dem übrigen Mantelhöhlenintegument abgeschnürt worden sind. Die Verwandlung einer Rinne in ein Rohr ist indes keine ungewöhnliche Erscheinung in der Anatomie. In diesem Fall können wir auch auf eine natürliche Ursache der Veränderung hinweisen, nämlich die Entstehung der Wurmform aus der chitonähnlichen Körperform, wobei die Mantelhöhle und der Fuss zu einer Rinne und einer Falte reduziert wurden, also ein Prozess, der auch im Hinblick auf andere vergleichende anatomische Tatsachen wahrscheinlich ist.

Aber nicht nur hinten in ihrem Verhältnis zur Gegend um die Analöffnung, sondern auch vorn im Verhältnis zum Coelom stimmt die Schalendrüse mit den Teilen der Mantelhöhle der Chitonen überein, die mit einem Schleimkrausenepithel bekleidet sind. Wie die Rekonstruktionen des Urogenitalsystems bei *Proneomenia antarctica* (Fig. 35 und 36) zeigen,

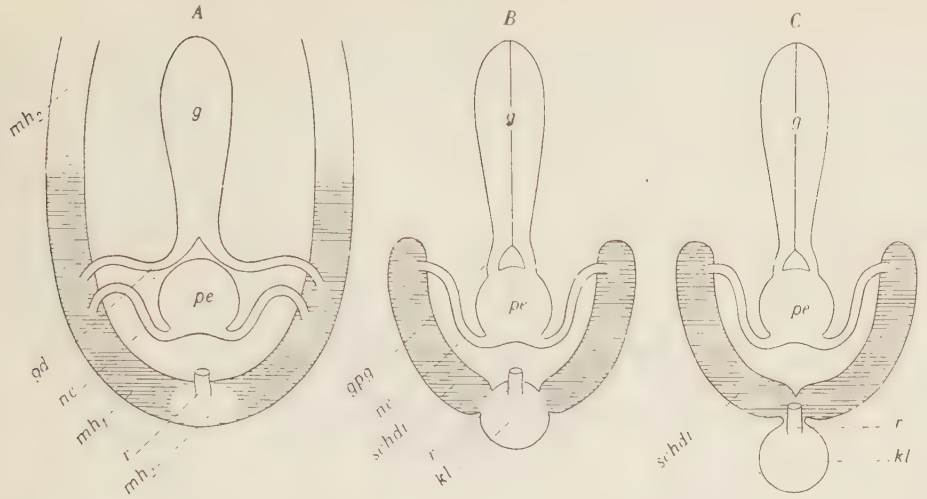

Fig. 41. Schemata zur Entstehung der Schalendrüse und der Kloake der Neomenioideen. *A* gewisse Chitonen, *B* Jugendformen und einige erwachsene Formen der Neomenioideen, *C* die meisten erwachsenen Neomenioideen. *g* Gonade, *gd* der Chitongonodukt, *gpg* Gonopericardialgang, *kl* Kloake, mh_1 mit Schleimkrausen bekleideter Teil der Mantelhöhle, mh_2 von Schleimkrausen freier Teil der Mantelhöhle, *ne* Nephridium (bei den Neomenioideen als Gonodukt fungierend), *pe* Pericardium, *r* Enddarm, *schdr* Schalendrüse.

geht der nach vorn gerichtete Gonoduktteil nicht direkt in die Schalendrüse über (was man wohl erwarten könnte, wenn die beiden Teile Differenzierungen ein und desselben Ganges wären), sondern er mündet dorsal in diese ein kurzes Stück hinter ihrem vorderen Ende ($\ddot{o}_2$). Dies ist im Prinzip dieselbe Anschlussart, die wir bei den Nephridien der Chitonen und dem Teil ihrer Mantelhöhle finden, der ein Schleimkrausenepithel hat. Die Nephridien münden ja im Dach der Mantelhöhle (= dorsal), und zwar postterminal im Verhältnis zur Ausdehnung des Schleimkrausenepithels nach vorn (Fig. 37 $\ddot{o}_2$).

Diese anatomische Einzelheit ist keine isolierte Erscheinung, sondern scheint für die Neomenioideen charakteristisch zu sein. (Hiervon überzeugt man sich vielleicht am leichtesten durch ein Studium von HEATHs grossen Solenogastrenarbeiten 1911 und 1918, wo man eine Menge sorgfältig rekonstruierte Urogenitalsysteme findet.)

Drittes Argument. Von den Urogenitalsystemen der Solenogastren und der Placophoren hat man das erstere allgemein für ursprünglicher gehalten. Die Ursache hiervon ist leicht verständlich. Sie besteht darin, dass man die miteinander kommunizierenden Genital- und Pericardialcoelome ohne weiteres als ein einheitliches Coelom aufgefasst hat. Bei dieser Voraussetzung erwies es sich indes als sehr schwierig, die phyle-

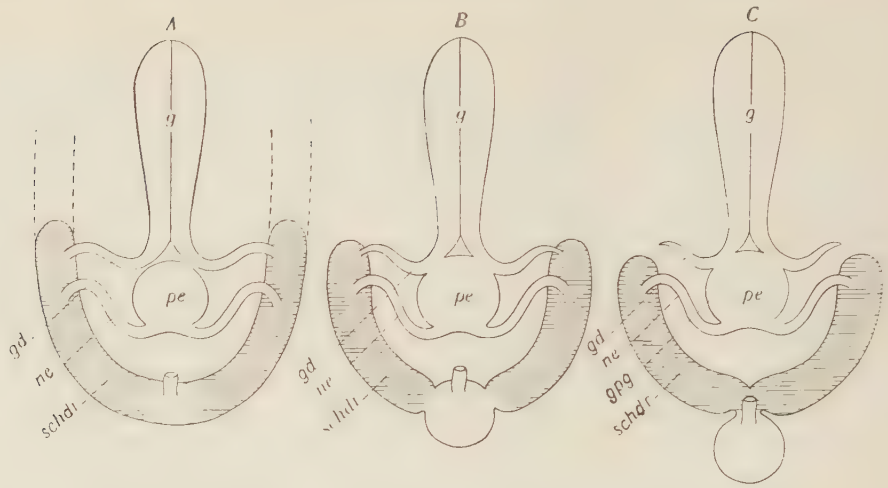

Fig. 42. Schemata zur Entstehung des Urogenitalsystems der Neomenioideen. Drei hypothetische Formen zwischen den chitonähnlichen Vorfahren und den modernen Neomenioideen. Bei *A* beginnt die Schalendrüse sich aus den mit Schleimkrausen bekleideten Teilen der Mantelhöhle zu bilden, bei *B* haben die proximalen Teile der Chitongonodukte sich mit dem Pericardium verbunden, bei *C* degenerieren die distalen Teile der Chitongonodukte. Betreffs der Bezeichnungen verweise ich auf Fig. 41.

tische Entstehung der Chitongonodukte zu erklären, worauf schon THIELE (1902: 1, p. 319), SÖDERSTRÖM (1925, p. 17) und H. HOFFMANN (1930, p. 396) hingewiesen haben. Man hat sich deshalb mit reinen Konstruktionen (PLATE 1901, p. 471 und H. HOFFMANN 1930, p. 398) begnügen müssen, ohne sich auf anatomische Fakta stützen zu können.

Bei der Annahme, dass die Schalendrüse der Neomenioideen in der oben angegebenen Weise entstanden ist, scheint sich mir indes der phylogenetische Zusammenhang zwischen den beiden Urogenitalsystemen relativ leicht zu erklären (Fig. 42). Die Veränderung der Teile der Mantelhöhle, die mit Schleimkrausenepithel bekleidet sind, bedeutet nämlich eine Konzentration und Verkleinerung dieser Teile, die sich unter anderm in einer Zurückziehung der vorderen Endpartie dieser Teile zu erkennen geben kann, wo die beiden Chitongonodukte (*gd*) münden. Dadurch entsteht die Notwendigkeit, dass diese Gänge ihre Öffnungen nach einer anderen Stelle verlegen. Eine geeignetere Stelle hierfür als der vordere Rand des Pericardiums — also der Ort, wo die Ausführgänge der Gonade bei den Neomenioideen (die Gonopericardialgänge) münden — lässt sich schwer denken. Eine solche Verlegung der Gonodukte bedeutet nämlich nicht bloss eine befriedigende Lösung der Aufgabe, die Geschlechtsprodukte aus dem Körper zu entfernen, sondern dürfte der Natur auch die geringsten Schwie-

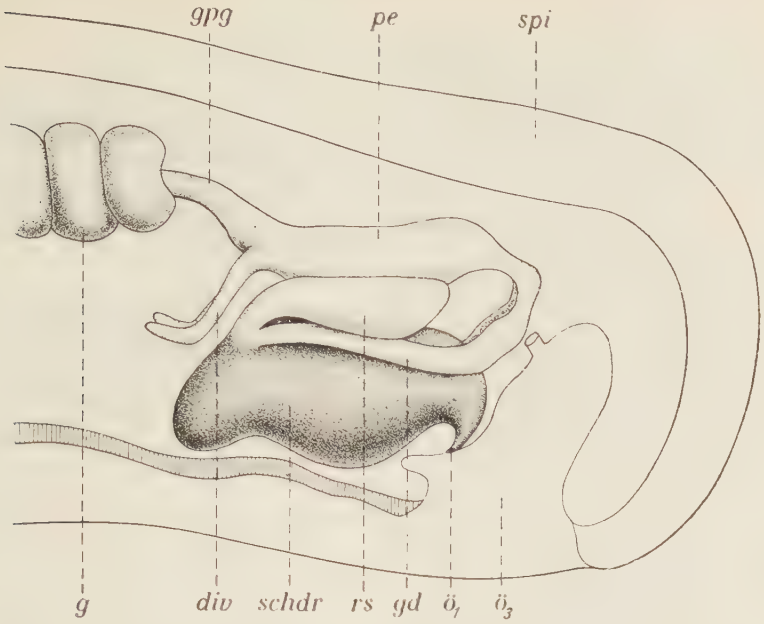

Fig. 43. *Driomenia pacifica.* Das Urogenitalsystem von der Seite. *div* Divertikeln des Pericardiums, die als Rudimente der Chitongonodukte gedeutet werden können. Erklärung im übrigen siehe Fig. 35 (p. 389). — Nach HEATH 1911, Taf. 38, Fig. 2 (Herz und Darm des Originals weggenommen).

rigkeiten bereiten. Hierzu braucht man nämlich nur anzunehmen, entweder dass sich die Chitongonodukte erst dem hinteren Coelomoduktpaar (*ne*) genähert haben und dann längs diesem nach oben gewandert sind, oder auch, dass sich die Chitongonodukte, die sich mit ihrem oberen Teil in unmittelbarer Nähe des vorderen Randes des Pericardiums befinden, direkt mit dem Pericardium verbinden (Fig. 42 *B*), worauf die distalen, nun überflüssigen Teile der Gonodukte degenerieren (Fig. 42 *C*). Damit ist ein Zustand erreicht, der in allen Beziehungen dem bei den Neomenioideen gleicht.

Diese Theorie des phylogenetischen Zusammenhangs zwischen den Urogenitalsystemen der Neomenioideen und der Placophoren stellt allerdings die traditionelle und noch allgemein herrschende Ansicht, dass das Coelom der Solenogastren primär einheitlich ist, auf den Kopf, erhält aber durch HEATHS Beschreibung der Verhältnisse bei *Driomenia pacifica* (1911, p. 94) eine unerwartete Stütze: »The pericardial cavity is of moderate size but in one respect differs from that of any other Solenogastre. Immediately behind the opening into the gonad the pericardial wall forms two latero-ventral outpouchings of considerable length.» Hieraus und

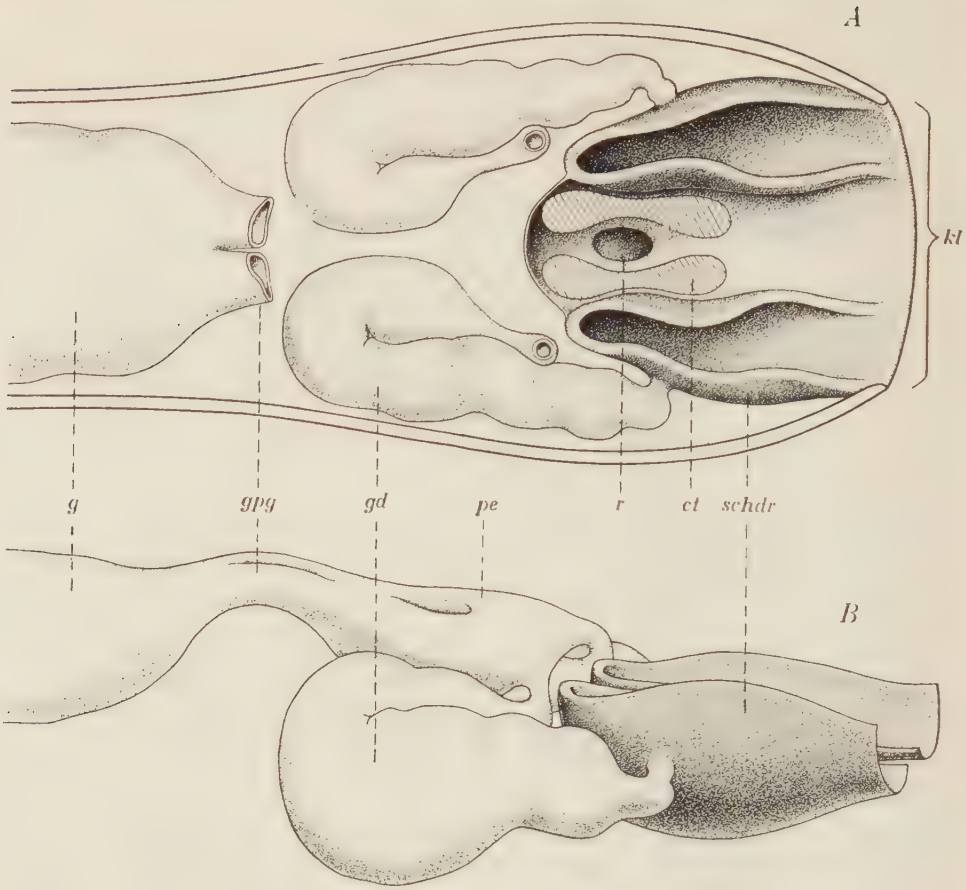

Fig. 44. *Chaetoderma nitidulum.* Das Urogenitalsystem: *A* von oben, *B* von der Seite. Bei *A* ist das Pericardium weggenommen. *ct* Basalteil einer abgeschnittenen Kieme, *g* Gonade, *gd* nicht drüsiger Teil des Gonoduktes, *gpg* Gonopericardialgang, *kl* Kloakenboden, *pe* Pericardium, *r* Öffnung des Enddarmes, *schdr* Schalendrüsenteil des Gonoduktes. — 50 x.

vielleicht noch mehr aus HEATHs Abbildung (wiedergegeben in Fig. 43) geht hervor, dass die Coelomorganisation bei *Driomenia pacifica* mit dem hypothetischen Zwischenstadium übereinstimmt, das ich in Fig. 42 *C* dargestellt habe. Die langen, schmalen Blindsäcke (*div*), die vom hinteren Teil des Pericardiums (*pe*) unmittelbar an der Einmündung der Gonopericardialgänge (*gpg*) in dieses münden und deren Funktion nach HEATH »impossible to determine» ist, könnten also als die Reste des distalen, bei den übrigen Neomenioideen reduzierten Teiles der Chitongonodukte gedeutet werden. Während man bei den Neomenioideen im allgemeinen bloss annehmen kann, dass der proximale Teil der Chitongonodukte in

Fig. 45. *Chaetoderma nitidulum.* Querschnitt durch einen Teil der Kloake. *ct* Kiemenblätter, *drz* Drüsenzelle, *flz* Flimmerzelle, *gd* nicht drüsiger Teil des Gonoduktes, *m* Kiemenmuskulatur, *schdr* Schalendrüsenteil des Gonoduktes, *spi* spiculatragendes Integument, *sz* Sinneszelle. — 250 x.

Form der beiden Gonopericardialgänge bewahrt ist, würden sich also bei *Driomenia pacifica* praktischgenommen die ganzen Chitongonodukte erhalten haben. Das einzige, was diese Art in der fraglichen Hinsicht von der chitonähnlichen Stammform unterscheidet, ist also, dass das vordere Paar Ausführgänge den Zusammenhang mit der Mantelhöhle (oder der Schalendrüse) verloren hat und dass diese Gänge weiter oben mit dem Pericardium in Verbindung getreten sind.

Hinsichtlich der Morphologie der Schalendrüse sind nur noch die spe-

ziellen Verhältnisse bei den Chaetodermatiden zu erörtern. Alles spricht auch hier dafür, dass die Schalendrüsenteile der Gonodukte aus den mit Schleimkrausenepithel versehenen Teilen einer Mantelhöhle ähnlich der der Chitonen entstanden sind, aber die Verhältnisse sind derartig, dass man annehmen muss, dass die Chaetodermatiden schon von Anfang an einen anderen Entwicklungsweg eingeschlagen haben als die Neomenioideen.

Wie Fig. 44 und 45 zeigen, bestehen die Schalendrüsenteile der Gonodukte bei diesem Tier aus zwei nach oben offenen Rinnen (*schdr*), die in der geräumigen Kloake (*kl*) liegen, eine auf jeder Seite der grossen, kammförmigen Kiemen (*ct*) und der Enddarmöffnung (*r*). Infolge der Rinnenform der Schalendrüsenteile weist *Chaetoderma* erheblich grössere Ähnlichkeit mit den Chitonen auf als die Neomenioideen, denn bei den letzteren sind, wie wir oben sahen, die rinnenförmigen, mit Schleimkrausenepithel bekleideten Teile der Mantelhöhle abgeschnürt worden, so dass sie geschlossene Röhren im Inneren des Körpers bilden. Eine wichtige Abweichung von den Verhältnissen bei den Chitonen besteht bei *Chaetoderma* indes darin, dass die Rinnen nach oben statt nach unten gekehrt sind. Ausserdem ist zu bemerken, dass die Schalendrüsenteile der Gonodukte bedeutend weiter hinten im Verhältnis zum Pericardium als bei den Neomenioideen liegen.

Nach Wirén (1892: 1, p. 19 und 55) mündet der proximale, nicht drüsige Teil der Gonodukte (*gd*) im vorderen Ende der rinnenförmigen Schalendrüsenteile. Dies hat sich jedoch bei meinen Präparaten als unrichtig erwiesen. Ganz wie bei den Neomenioideen mündet vielmehr der erste Teil der Gonodukte nicht terminal, sondern ein Stück weiter hinten in die beiden Schalendrüsenteile. Dies ist, wie wir uns erinnern, bei den Neomenioideen eines der Kriterien dafür, dass die Schalendrüsenteile Derivate einer früheren Mantelhöhle sind (vgl. oben p. 401). Dasselbe Kriterium findet sich also auch bei *Chaetoderma*.

Auch im histologischen Bau der Schalendrüsenteile ähnelt *Chaetoderma* den Chitonen mehr als die Neomenioideen (Fig. 45). Hier konnte ich nämlich nicht bloss die von Wirén beschriebenen honigwabenähnlich angeordneten Flimmer- und Drüsenzellen (*flz* und *drz*) beobachten, sondern auch die Zellen, die ich im Schleimkrausenepithel von *Lepidopleurus* als Sinneszellen beschrieben habe (*sz*). Bei den Neomenioideen wurde das Fehlen dieser Zellen damit erklärt, dass die Schalendrüse ein inneres Organ ist, welches von aussen kommenden Reizen nicht zugänglich ist. Bei *Chaetoderma* dagegen sind die Schalendrüsenteile wie die Schleimkrausen der Chitonen infolge ihrer Form und Lage äusseren Reizen leicht zugänglich.

Wie sollen wir uns nun die Entstehung der Verhältnisse bei *Chaeto-*

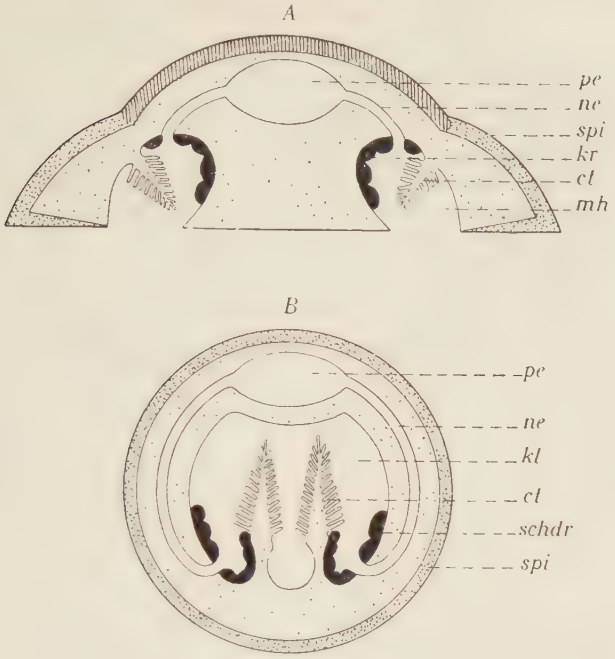

Fig. 46. Schemata zur Entstehung der Kloake von *Chaetoderma*. *A* Querschnitt durch den hinteren Teil eines Chitons, *B* Querschnitt durch die Kloake von *Chaetoderma*. *ct* Kieme, *kl* Kloake, *kr* Schleimkrausen, *mh* Mantelhöhle, *ne* Nephridium (bei *Chaetoderma* als Gonodukt fungierend), *pe* Pericardium, *schdr* Schalendrüsenteil des Gonoduktes, *spi* spiculatragendes Integument.

derma vorstellen? Auch hier scheint nur ein Vergleich mit den ursprünglicheren Chitonen die Antwort zu geben.

Wie aus den beiden schematischen Querschnitten auf Fig. 46 hervorgeht, kann die Kloake von *Chaetoderma* in der Weise entstanden sein, dass sich die Mantelränder einer chitonähnlichen Stammform zusammengebogen haben und ventral zusammengewachsen sind. Hierdurch wurden die mit Schleimkrausenepithel ausgerüsteten Teile der Mantelhöhle (*kr*) ganz umgedreht, so dass die rinnenförmigen Gebilde nun nach oben statt nach unten gerichtet sind (*schdr*).

Dass ein solcher Prozess stattgefunden hat, ergibt sich auch aus der veränderten Lage der Kiemen (*ct*). Allerdings stehen diese bei *Chaetoderma* in Wirklichkeit nicht vertikal wie auf dem schematischen Querschnitt, sondern sind schräg nach oben und hinten gerichtet, aber ihre Basen befinden sich doch auch in Wirklichkeit im Boden der Kloake, so dass man sagen kann, dass das schematische Bild jedenfalls das Wesentliche der Kiemenlage wiedergibt. Bemerkenswert ist auch, dass die Lage der

Kiemen und der Schalendrüsenteile im Verhältnis zueinander so ist, wie sie sein muss, wenn man die Entstehung der Kloake von *Chaetoderma* in dieser Weise erklärt.

Es scheint also ein wesentlicher Unterschied in der Art und Weise zu bestehen, wie die Schalendrüsenteile der Gonodukte bei den Neomenioideen und Chaetodermatiden entstanden sind. Bei beiden Gruppen sind sie allem Anschein nach aus mit Schleimkrausenepithel versehenen Teilen einer Mantelhöhle ähnlich der der Chitonen hervorgegangen, aber während diese Teile bei den Neomenioideen der Länge nach abgeschnürt wurden und also als Röhren ins Innere des Körpers zu liegen kamen, haben sie bei den Chaetodermatiden ihre Rinnenform behalten und sind invertiert worden. Dabei scheinen sie bei den letzteren gleichzeitig mit der Umdrehung etwas nach hinten verschoben worden zu sein. Bei den Neomenioideen konnte die Veränderung damit erklärt werden, dass die Mantelhöhle der chitonähnlichen Stammform von den Seiten zusammengedrängt wurde, wobei eine Rinne und eine Falte als Reste der Mantelhöhle und des Fusses auch in der Gegend der Schalendrüsenteile bestehenbleiben konnten. Bei den Chaetodermatiden muss die Veränderung darauf beruhen, dass die Mantelhöhle (wenigstens im hinteren Teil des Körpers) durch eine von vorn nach hinten verlaufende totale Zusammenwachsung der Mantelränder zurückgebildet wurde.

Diese Befunde scheinen eine wichtige phylogenetische Konsequenz zu haben. Sie würden nämlich bedeuten, dass der phylogenetische Zusammenhang zwischen den Neomenioideen und Chaetodermatiden bloss bei Tieren gesucht werden kann, die wenigstens hinsichtlich der Körperform chitonähnlich waren. Für diese sehr frühzeitige Trennung der beiden Solenogastrengruppen sprachen aber auch meine Befunde, dass der Mundschild der Chaetodermatiden und die Hauptfalte der Neomenioideen homolog zu sein scheinen (vgl. oben p. 384).

B. Die Morphologie des Atriums.

Den Bau des Atriums haben wir bereits in seinen Hauptzügen kennengelernt (p. 314 und 381). Jedoch sind noch einige ergänzende Angaben erforderlich. Bei diesen stütze ich mich auf die Verhältnisse bei *Proneomenia antarctica,* bei der das Atrium ungewöhnlich gross ist und die Einzelheiten deshalb besonders deutlich sind.

Wie Fig. 47 zeigt, sind alle Teile des Atriums bei *Proneomenia antarctica* ausser den beiden hufeisenförmigen »Mundleisten» (*ml*), welche stark gewimpert sind, mit einem Epithel bekleidet, das zwar als cilienlos bezeichnet werden kann, aber allem Anschein nach ein Flimmerepithel

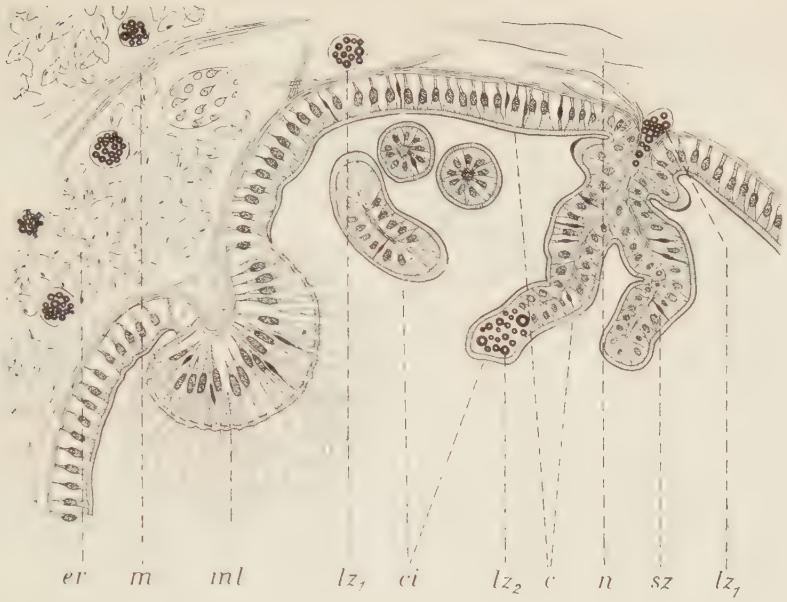

Fig. 47. *Proneomenia antarctica.* Sagittalschnitt durch den hinteren Teil des Cirrenapparates. *c* cuticulaartige Bildung, *ci* Cirren, *er* Erythrozyten, lz_1 Leukozyt, lz_2 degenerierter Leukozyt, *m* Muskelfasern, *ml* hintere »Mundleiste», *n* Nerv, *sz* Sinneszelle. — Häm.-Eosin. 300 x.

war. Die Zellen sind nämlich mit einem quergestreiften Häutchen (*c*) überzogen, das völlig der cuticulaartigen Oberflächendifferenzierung der Zellen im inneren Blatt der beiden Lateralfalten der Bauchfurche gleicht. (Bisher hat man diese Epithelteile schlechthin als cilienlos bezeichnet.) Ausserdem kommen überall zwischen den gewöhnlichen Zellen Zellen von der Art vor, die ich in der Bauchfurche als Sinneszellen aufgefasst habe (*sz*). Ein Unterschied zwischen dem Epithel der Cirren (*ci*) und den sie umgebenden Teilen des Atriumepithels besteht nicht. Die Cirren sind nur fingerlingförmige Ausbuchtungen des gewöhnlichen Atriumepithels.

Abgesehen von THIELES durch nichts gestützter Annahme, dass das Atrium bei den Solenogastren als eine selbständige ektodermale Einstülpung der Körperwand entstanden ist (vgl. oben p. 314), ist kein Versuch gemacht worden, seine Entstehung zu erklären. Dies ist um so verwunderlicher, als die Möglichkeiten eines Vergleichs zwischen den Solenogastren und den Placophoren in diesem Fall ausserordentlich gross zu sein scheinen.

Meiner Ansicht nach ist das Atrium dem vorderen Teil der Mantelhöhle der Chitonen homolog und kann deshalb in natürlicher Weise als ein Rest einer Mantelhöhle ähnlich der der Chitonen betrachtet werden.

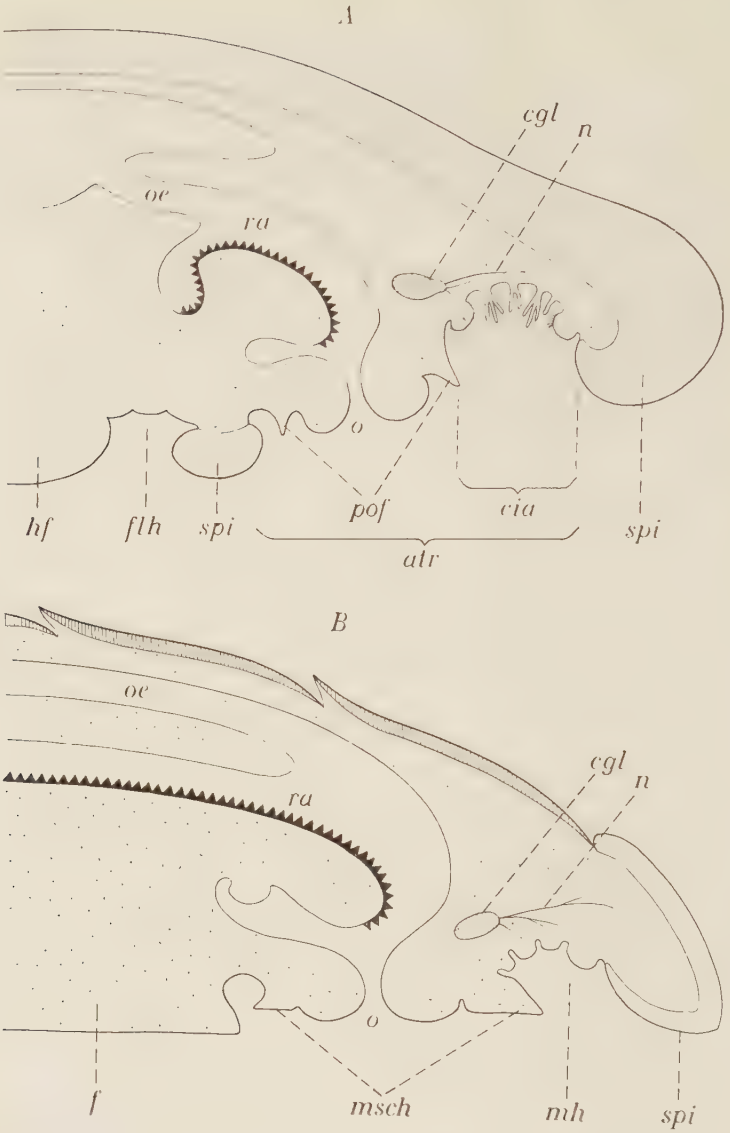

Fig. 48. *Proneomenia* (*A*) und *Lepidopleurus* (*B*). Schematische Sagittalschnitte durch das Vorderende. *atr* Atrium, *cgl* Cerebralganglien (bzw. Cerebralmark), *cia* Cirrenapparat, *f* Fuss, *flh* Flimmerhöhle, *hf* Hauptfalte der Bauchfurche. *mh* vorderer Teil der Mantelhöhle, *msch* Mundscheibe, *n* Nerven, *o* Mundöffnung, *oe* Oesophagus, *pof* periorale Falte, *ra* Radula, *spi* spiculatragendes Integument.

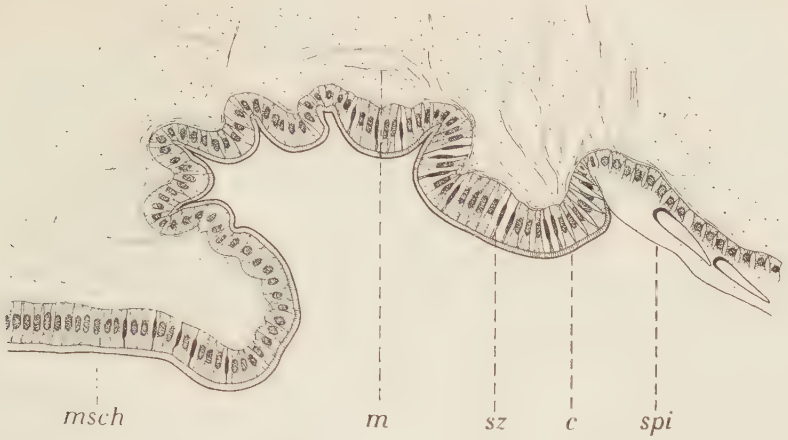

Fig. 49. *Lepidopleurus asellus.* Sagittalschnitt durch den vorderen Teil der Mantelhöhle, *c* cuticulaartige Bildung, *m* Muskelfasern, *msch* Mundscheibe, *sz* Sinneszelle, *spi* spiculatragendes Integument. — Häm.-Eosin 300 x.

Dies ergibt sich aus Übereinstimmungen der beiden Gebilde sowohl in bezug auf Form und Lage als auf den histologischen Bau und die Innervation:

1. Wie das Atrium ist der vordere Teil der Mantelhöhle der Chitonen eine Einstülpung der Körperwand, die den Mund hufeisenförmig von vorn umfasst (Fig. 48 und 50).
2. Wie das Epithel des Atriums besteht das Epithel im vorderen Teil der Mantelhöhle der Chitonen (Fig. 49) aus einem Flimmerepithel (bei *Lepidopleurus asellus* sind die Flimmerzellen in derselben Weise verändert wie im Atrium), welches besonders reich mit primären Sinneszellen (*sz*) ausgestattet ist. Wie das Epithel des Atriums wird auch das der Mantelhöhle nach aussen von dem spiculatragenden Integument begrenzt und geht nach innen in das Epithel des Vorderdarms über.
3. Wie das Atrium wird der vordere Teil der Mantelhöhle unzweideutig durch Cerebralnerven innerviert.

Betrachten wir nun Fig. 50! Bei der Annahme, dass das Atrium (*atr*) dem vorderen Teil der Mantelhöhle (*mh*) der Chitonen homolog ist, ist die Verschiedenheit zwischen dem Vorderende von *Proneomenia* und dem eines Chitons nicht gross. Der einzige mehr hervortretende Unterschied scheint darin zu bestehen, dass die Mantelränder, die bei den Chitonen weit ausgebreitet sind, bei *Proneomenia* nach der Bauchseite zusammengezogen und längs einer ganz kurzen Strecke hinter dem Mund miteinan-

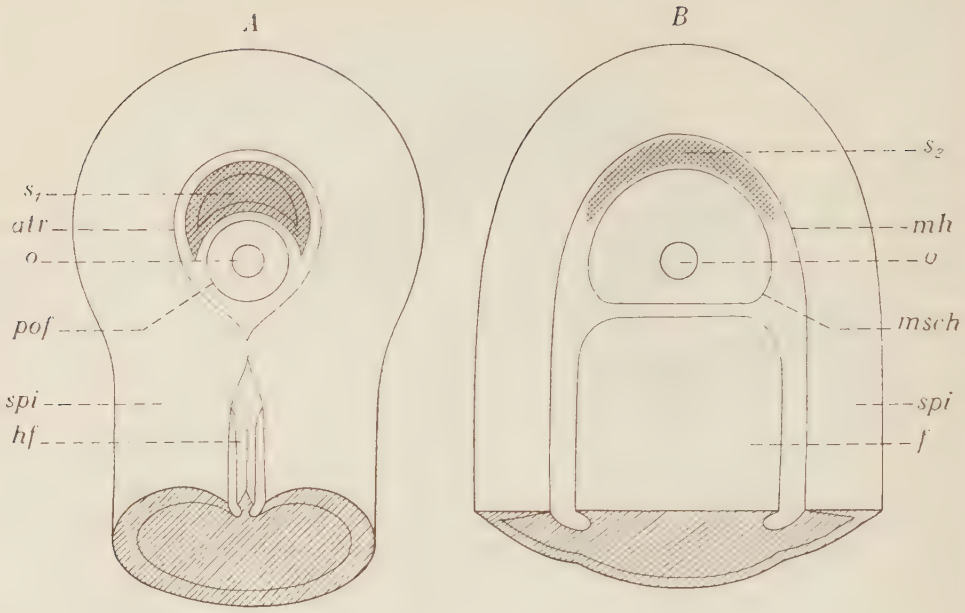

Fig. 50. *Proneomenia* (*A*) und *Lepidopleurus* (*B*). Schematische Abbildungen des Vorderendes. *atr* Atrium, *f* Fuss, *hf* Hauptfalte der Bauchfurche, *mh* Mantelhöhle, *msch* Mundscheibe, *o* Mundöffnung, *pof* periorale Falte, s_1 sensibler Teil des Atriums (= Cirrenapparat), s_2 besonders sensibler Teil der Mantelhöhle, *spi* spiculatragendes Integument.

der verlötet sind. Vor der Verlötungsstelle scheint das Atrium indes eine natürliche Fortsetzung der Bauchfurche zu bilden, und zugleich scheint es zusammen mit der Bauchfurche eine deutliche Entsprechung zur Mantelhöhle der Chitonen zu sein. Die Komplikation, welche durch den Cirrenapparat (s_1) im vorderen Teil des Atriums entsteht, bedeutet keine wesentliche Verschiedenheit zwischen dem Atrium und dem vorderen Teil der Mantelhöhle. Da die histologischen Elemente im Cirrenapparat dieselben sind wie in der Bauchfurche und der Mantelhöhle, braucht man die Cirren und die »Mundleisten» bloss als Ausdruck einer Vergrösserung der Epithelfläche aufzufassen.

III. Die Annahme Thieles, dass die ganze Ventralhälfte der Solenogastren dem Fuss der Placophoren homolog ist.

Seit 1891 hat Thiele in einer Reihe von Arbeiten energisch die Ansicht bekämpft, dass die Solenogastren früher einen Mantel und einen Fuss ähnlich denen der Chitonen gehabt haben, und behauptet, dass dem Fusse der Chitonen die ganze Ventralhälfte der Solenogastren homolog sei (1891, p. 510), was natürlich in sich schliesst, dass die Kloake und die Bauchfurche sowie alle Arten von Kiemen in der Kloake und die Falte in der Bauchfurche selbständig bei den Solenogastren entstanden oder von ihren Vorfahren unter den »Würmern» ererbt sein würden. In Ermangelung so wichtiger Molluskenmerkmale wie Mantel und Fuss können die Solenogastren nach Thiele auch nicht zu den Mollusken gerechnet werden. Allerdings nimmt er wegen des Nervensystems, des Integuments, der Radula und des Pericardiums im Einklang mit Pelseneer und Wirén an, dass die Chitonen ihre nächsten Verwandten sind. Ebensowenig aber wie die Anneliden mit den Arthropoden im System vereinigt werden dürften, dürfe man die Solenogastren mit den Chitonen zu einer Gruppe zusammenstellen. Daher sei die Klasse der Amphineuren aufzulösen und die Placophoren bei den Mollusken, die Solenogastren dagegen bei den »Würmern» als »eine den Anneliden, Nematoden etc. gleichwertige Gruppe unterzubringen (1895, p. 869).

Diese Ansicht Thieles hat (wenigstens in der Hauptsache) eine Reihe Anhänger gefunden, vor allem Plate (1901), Nierstrasz (1910: 2), Odhner (1921) und H. Hoffmann (1937). Auch in der modernen Handbuchliteratur scheint sie vorzuherrschen. In Kükenthal-Krumbachs Handbuch der Zoologie (Thiele 1925) und im Handwörterbuch der Naturwissenschaften (Thiele 1934) werden die Solenogastren nicht mehr zu den Mollusken gerechnet, und in einem Nachtrag zu Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs (H. Hoffmann 1930) wird ihre Molluskennatur mit Rücksicht auf Thieles Gesichtspunkte wenigstens stark angezweifelt. Eine ernstliche Prüfung der letzteren erscheint mir deshalb als eine wichtige Aufgabe dieser Arbeit.

Soweit ich finden konnte, sind weder die Einwände gegen die Annahme, dass die Solenogastren früher einen Mantel und einen Fuss ähnlich denen der Chitonen hatten, noch die Argumente dafür, dass die ganze Ventralhälfte der Solenogastren dem Fuss der Chitonen homolog sei, stichhaltig. Ich beginne mit einer Besprechung der Einwände:

1. Dagegen, dass die Bauchfurche ein Rest der Mantelhöhle der Chitonen ist, spricht die verschiedene Ausdehnung der beiden Gebilde im Verhältnis zu Mund und Anus. Während die Mantelhöhle vorn den Mund umfasst und hinten die Analöffnung enthält, beginnt die Bauchfurche »durchaus konstant mit einer Erweiterung in einiger Entfernung hinter der Mundöffnung» und verläuft nach hinten »in den meisten Fällen bis in die Nähe der Kloakenöffnung, ohne mit dieser unmittelbar zusammenzuhängen . Deshalb ist es »durchaus willkürlich und darum unstatthaft, die Verlängerung der Ventralrinne von Solenogastren, um ihre Homologie mit der Mantelhöhle der Chitonen zu erklären, nach vorn bis über den Kopf anzunehmen», und es dürfte »als Regel und zugleich als primitives Verhalten die Trennung der Flimmerrinne von der Kloake» anzusehen sein. (THIELE 1902: 1, p. 298.)

Hiergegen kann zunächst angeführt werden, dass die Behauptung, die Bauchfurche sei in der Regel von der Kloake getrennt, unrichtig ist. Sogar NIERSTRASZ gibt zu, dass die Kommunikation zwischen der Bauchfurche und der Kloake durchaus keine Ausnahme bildet (1908: 2, p. 250), und HEATH (der von allen Forschern zweifellos die meisten Solenogastren-Arten untersucht hat) schreibt: »As a matter of fact the groove passes into the branchial chamber in the larger number of neomenians I have studied» (1918, p. 255). Wenn die Frequenz bei der Beurteilung der Primitivität etwas zu bedeuten hat, spricht sie folglich in diesem Fall für die PELSENEER-WIRÉNsche und gegen die THIELEsche Ansicht.

Was den Umstand anlangt, dass die Bauchfurche erst hinter dem Munde beginnt, während die Mantelhöhle der Chitonen auch diesen umfasst, brauche ich bloss auf meine Befunde über das Atrium hinzuweisen (p. 408), welche die Annahme wahrscheinlich machen, dass die Solenogastren auch vor dem Munde eine Entsprechung zur Mantelhöhle der Chitonen besitzen.

2. Da die ctenidienartigen Kiemen bei *Chaetoderma* und nicht bei einer der Neomenioideen-Arten auftreten, bieten sie keine Stütze für die Annahme, dass die Kloake der Solenogastren dem hinteren Teil der Mantelhöhle der Chitonen homolog ist. »Da nun aber von mir ausführlich nachgewiesen ist, dass *Chaetoderma* die höchst differenzirte Form unter allen bekannten Solenogastren ist, so müssen

auch dessen Kiemen als ganz specielle Erwerbung angesehen werden, zumal sie ja eine ganz eigenartige Muskulatur enthalten, auch ihre Lage zu den Kloakengängen verschieden ist von der Beziehung der Mollusken-Ctenidien zu den Nephridialöffnungen» (THIELE 1902: 1, p. 302).

Gegen diesen Einwand kann in erster Linie angeführt werden, dass es wohl kaum Formen gibt, welche in jeder Beziehung höher entwickelt oder primitiver sind. Die Kiemen der Chaetodermatiden können deshalb sehr wohl echte Ctenidien sein, obgleich diese Tiere in mehreren anderen Beziehungen mehr verändert sind als die Neomenioideen. Deshalb brauchen wir bloss anzunehmen, dass die gemeinsame Stammform der Chaetodermatiden und der Neomenioideen Ctenidien hatte und dass diese bei den Chaetodermatiden erhalten blieben, während sie bei den Neomenioideen verlorengegangen sind.

Ebensowenig widerspricht der Umstand, dass die Kiemen »eine ganz eigenartige Muskulatur besitzen», der Annahme, dass sie den Kiemen der Chitonen homolog sind. Erstens sagt THIELE nicht, worin die Eigenartigkeit der Muskulatur besteht, und zweitens lehrt uns die Erfahrung auf anderen Gebieten, dass ein Organ sowohl in bezug auf Form als auf inneren Bau praktisch jede beliebige Veränderung erfahren kann. Endlich ist hinsichtlich des Grades der Übereinstimmung zwischen den beiden Arten von Kiemen darauf hinzuweisen, dass HEATH nach eingehenden Untersuchungen zu einem ganz andern Ergebnis gelangt ist als THIELE (vgl. oben p. 386).

Was THIELES Behauptung betrifft, dass die Lage der Kiemen zu den Ausführgängen des Pericardiums bei *Chaetoderma* und den Chitonen verschieden sei, brauche ich bloss daran zu erinnern, dass ich gefunden zu haben glaube, dass die Lage gerade so ist, wie sie in Anbetracht der übrigen Verschiedenheiten zwischen den beiden Formen sein muss (vgl. oben p. 407).

3. Die Falte der Neomenioideen kann nicht dem Fuss der Chitonen homolog sein, da sie keine Muskulatur besitzt. »Giebt es wohl einen grösseren Gegensatz, als die ungeheure Fussmuskulatur der Mollusken und die von Muskeln völlig entblösste Falte der Solenogastren? Wer über das Wesen des Molluskenfusses auch nur oberflächlich nachdenkt, müsste sich wohl sagen, dass eine Homologie mit jenem Fältchen unmöglich ist» (THIELE 1902: 1, p. 299).

Hierauf ist zu erwidern: 1. Eine »Homologie» ist hier ebensowenig wie sonst deshalb »unmöglich», weil die verglichenen Organe voneinander verschieden sind. 2. Die von THIELE geltend gemachte Verschiedenheit besteht bloss darin, dass dem Organ, welches auch aus andern Gründen

als reduziert angesehen werden kann, die histologischen Elemente (die Muskelfasern) fehlen, die bei der Reduktion zuerst verlorengehen müssen. 3. Bei der Untersuchung von *Proneomenia antarctica* habe ich gefunden, dass die Hauptfalte nicht immer eine »von Muskeln völlig entblösste Falte» ist (vgl. oben p. 352).

4. Die Falte der Neomenioideen kann dem Fuss der Chitonen nicht homolog sein, da »die Vielzahl der Fältchen bei *Neomenia* ein ursprüngliches Verhalten ist» und die Homologie also bedeuten würde, dass *Neomenia* zahlreiche »Füsse» hätte (THIELE 1902: 1, p. 301).

Hierauf ist zu erwidern: 1. THIELE hat niemals nachgewiesen, dass die Vielzahl der Fältchen ein ursprüngliches Verhalten ist. (Er scheint dies nur angenommen zu haben, weil *Neomenia* ihm in andern Beziehungen primitiver zu sein schien als alle übrigen Solenogastren — was übrigens von den meisten andern Forschern bestritten wird.) 2. Meine Untersuchungen über die Bauchfurche von *Proneomenia* und *Neomenia* sprechen entschieden dafür, dass die Vielzahl der Fältchen sekundär entstanden ist (vgl. oben p. 373 und 376).

5. Wenn die Solenogastren früher einen Fuss ähnlich dem der Chitonen gehabt hätten, so würden sicher auch die ventralen Nervenstämme (die natürlich den pedalen Nervenstämmen der Chitonen entsprechen) viel schwächer geworden sein als die lateralen Nervenstämme. »Da das bei Solenogastren durchaus nicht zutrifft, so ist auch das ein Grund gegen PELSENEERS Hypothese» (THIELE 1902: 1, p. 313 und 314).

Dieser Einwand kann auf den ersten Blick als recht schwerwiegend erscheinen. Eine Klarstellung, was die Annahme, dass die Solenogastren einen Fuss besassen, aber verloren haben, eigentlich bedeutet, dürfte jedoch auch dieses Argument entkräften.

Bei der Erörterung, ob die Falte ein Homologon des Chitonfusses ist, scheint man seine Aufmerksamkeit bisher nur auf die Falte selbst gerichtet zu haben. Ein solches Verfahren kann indes nicht richtig sein. Spricht man in diesem Zusammenhang von der Falte, so muss man natürlich auch die mächtige, im Innern des Körpers liegende Bauchdrüse mit in Betracht ziehen, da diese aus vom Epithel der Falte eingesenkten Drüsenzellen besteht (vgl. oben p. 310).

So betrachtet, stellt sich die Frage der Nervenstämme als Indikatoren der Reduktion des Fusses ganz anders als bei THIELE. Eine Entsprechung zu dem kolossalen Drüsenkomplex der Falte hat der Chitonfuss bekanntlich nicht. (Von Drüsen findet man in diesem bei einem ausgewachsenen Tier bloss relativ unbedeutende epitheliale Drüsenzellen, von denen

sich ein Teil wie die Zellen der Bauchdrüse mit Hämatoxylin tiefblau färben.) Ist also die Falte im Vergleich mit dem Fuss ein muskelarmes und äusserlich unbedeutendes Organ, so ist sie dafür um so drüsenreicher. Unter solchen Umständen kann man offenbar nicht damit rechnen, dass sich die Reduktion des Fusses in der Mächtigkeit der ventralen Nervenstämme abspiegelt, denn was der Fuss an nervösen Elementen für seine Muskulatur fordert, kann sehr wohl durch das kompensiert werden, was die Falte an solchen für ihre Drüsen braucht.

Keine Beachtung braucht man sicher der Angabe von THIELE (1894, p. 230) zu schenken, dass die Bauchdrüse bei *Neomenia grandis* von den lateralen Nervenstämmen innerviert werde, was die Annahme unwahrscheinlich machen würde, dass die Bauchdrüse histogenetisch zur Falte gehört. Später hat nämlich HEATH bei drei andern Neomenioideen (1911, p. 75, 140 und 151) gefunden, dass auch die Bauchdrüse von den ventralen Nervenstämmen innerviert wird.

Nur auf die Chaetodermatiden passen die obigen Ausführungen nicht ohne weiteres. Diesen fehlen ja sowohl die Falte als die Drüsen der Neomenioideen. In ihrer grossen und ungemein reich mit Muskulatur ausgestatteten Kloake besitzen sie jedoch ein Gebilde, an dessen Innervation, wie man annehmen kann, die ventralen Nervenstämme wirksam teilnehmen. In welchem Grade dies der Fall ist, lässt sich gegenwärtig nicht sagen. Die lateralen und ventralen Nervenstämme jeder Seite verschmelzen nämlich kaudal miteinander, worauf sie zusammen ein einziges Ganglion bilden, von dem die Kloake innerviert wird. Auch hier haben wir folglich keinen Anlass, damit zu rechnen, dass die Reduktion des Fusses mit einer Abnahme der Mächtigkeit der ventralen Nervenstämme verbunden sein muss.

6. Gegen die Annahme, dass die Falte ein reduzierter Fuss ähnlich dem der Chitonen ist, spricht endlich nach ODHNER, dass die Falte bei *Proneomenia*, nicht bei Formen wie *Nematomenia* und *Chaetoderma*(!), besonders gut ausgebildet ist. »In dealing with the radula and the epidermis we have, however, arrived at the opposite conclusion namely that it is rather *Proneomenia* that seems to represent the final stage of a progressive development; hence it would be natural to find the same form as a final type also in the series of the fold evolution» (ODHNER 1921, p. 61).

Ebenso wie THIELES zweiter Einwand kann dieser damit abgewiesen werden, dass man aus Primitivität oder hoher Entwicklung in gewissen Beziehungen nicht auf Primitivität oder hohe Entwicklung in andern Hinsichten schliessen kann, was ja gerade durch die verschiedenen Ergebnisse, zu denen THIELE und ODHNER hier gelangt sind, schlagend bewiesen

wird. (Für THIELE ist *Chaetoderma*, für ODHNER *Proneomenia* die höchstdifferenzierte Form unter allen Solenogastren.)

Für die Ansicht, dass die ganze Ventralhälfte der Solenogastren dem Fuss der Placophoren homolog ist, hat man — soweit ich finden konnte — auf Grund eines Vergleichs zwischen Solenogastren und Placophoren nur zwei Argumente angeführt:

1. »Der Fuss von Chiton nimmt den ganzen ventralen Raum ein zwischen den Seitensträngen, und er enthält die beiden Bauchstränge, welche seine Muskulatur innerviren; danach kann es nicht im geringsten zweifelhaft sein, dass diesem Fusse die ganze Ventralhälfte von Proneomenia homolog ist von einem Seitenstrange bis zum anderen» (THIELE 1891, p. 510).

Meiner Ansicht nach kann man die Lage der Nervenstämme nicht benutzen, um zu beurteilen, wo die Grenze zwischen Fuss und Mantel verläuft. Man muss nämlich damit rechnen, dass sich die Lage der Nervenstämme bei den verglichenen Tieren leicht verändern kann. Bei den lateralen Nervenstämmen ist dies ohne weiteres klar, und bei den pedalen, die bei typischen Chitonen im Fuss liegen, während sie sich bei den Solenogastren an der Seite der Bauchfurche befinden, geht es aus den Verhältnissen bei *Cryptoplax* (*Chitonellus*) hervor. Bei diesem Tier, bei dem im Zusammenhang damit, dass der Körper wurmförmig wurde, der Fuss stark reduziert worden ist, liegen die ventralen Nervenstämme deutlich oberhalb des Fusses (vgl. PELSENEER 1890, p. 490 und H. HOFFMANN 1937, p. 35, Fig. 2 *B*), und eine Verschiebung nach den Seiten (welche die Lage der ventralen Nervenstämme bei den Solenogastren erklären würde) ist deshalb sehr wohl denkbar.

2. In dieselbe Richtung wie die Lage der Nervenstämme deutet nach THIELE die Anordnung der Muskeln bei den beiden Tiergruppen, »da nicht nur zu beiden Seiten der Rinne die Längsbündel stark entwickelt sind, sondern auch die von der Rinne in regelmässigen Abständen schräg nach den Seiten ziehenden Transversalbündel sich ganz ähnlich wie im Molluskenfusse verhalten» (THIELE 1891, p. 510). — »vor Allem wird man» (bei den Solenogastren) »die ventralen äusseren Längsmuskeln, die zuweilen deutliche Kanten bilden, mit den Seitentheilen des Fusses vergleichen dürfen» (THIELE 1902: 1, p. 300). — »Als obere Grenze des Fusses kann man hauptsächlich die queren Muskelzüge und an den Seiten ungefähr die Lateralstränge ansehen» (THIELE 1902: 1, p. 299).

Zur Beurteilung dieser Frage verweise ich den Leser auf Fig. 18 und 28 (p. 358 und 375), wo man die von THIELE erwähnten Muskeln der

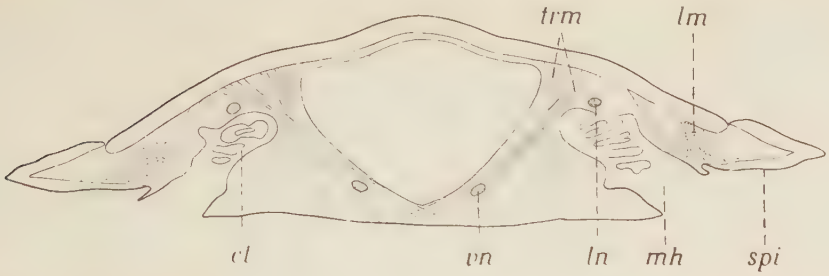

Fig. 51. *Lepidopleurus asellus.* Die Lage der Muskeln und Nervenstränge im Querschnitt des Körpers. *ct* Kieme, *f* Fuss, *lm* Musc. longitudinalis lateralis, *ln* lateraler Nervenstrang, *mh* Mantelhöhle, *spi* spiculatragendes Integument, *trm* Musc. lateropedales (Transversalmuskeln) *vn* ventraler Nervenstrang — 25 x.

Solenogastren wiederfindet, sowie auf Fig. 51, welche die Anordnung dieser Muskeln bei den Chitonen zeigt.

Zunächst sehen wir, dass sich von Längsmuskelbündeln keine Spur im Fuss der Placophoren findet (für die Muskulatur des Chitonfusses kann sogar der Mangel an Längsmuskelfasern als etwas Bemerkenswertes hervorgehoben werden), wohl aber in deren Mantel. Die beiden Längsmuskelbündel zu beiden Seiten der Bauchfurche der Solenogastren haben also gerade den Platz, den sie haben müssen, wenn man annimmt, dass die Bauchfurche der Mantelhöhle der Chitonen entspricht. Dagegen passen sie gar nicht in den Zusammenhang, wenn man voraussetzt, dass die ganze Ventralhälfte der Solenogastren dem Chitonfuss homolog ist.

Was sodann die Transversalmuskeln betrifft, so finden wir, dass diese bei den Chitonen den ganzen Fuss durchsetzen (Fig. 51 *trm*), während sie bei den Solenogastren nur nach der Bauchfurche zielen (Fig. 18 und 28 *trm*). Wenn, wie THIELE meint, die ganze Ventralhälfte der Solenogastren dem Fuss der Chitonen homolog wäre, müsste man sich fragen, weshalb diese Muskeln nicht auch bei den Solenogastren die ganze Körperhälfte durchsetzen (also sich nicht auch weit zur Seite der Bauchfurche an der ventralen Körperwand befestigen). Das Zusammenstrahlen der Transversalmuskeln nach der Bauchfurche bei den Solenogastren steht also völlig mit der PELSENEER-WIRÉNschen Auffassung in Einklang, während eine solche Anordnung nicht die geringste Stütze für THIELES Ansicht bietet.

Endlich kann darauf hingewiesen werden, dass, wenn die Grenze zwischen Fuss und Mantel bei den Solenogastren an der oberen Insertionsstelle der Transversalmuskeln angenommen werden soll, die Voraussetzung hierfür in erster Linie sein müsste, dass dieselben Muskeln auch

bei den Chitonen ihre obere Insertionsstelle an der Grenze zwischen Fuss und Mantel hätten. Wie Fig. 51 zeigt, ist dies indes durchaus nicht der Fall.

Die Annahme, dass der Chitonfuss der ganzen Ventralhälfte der Solenogastren entspricht, ermangelt indes nicht bloss jeder Begründung, sondern erscheint auch in hohem Grade u n n a t ü r l i c h: »De cette manière, l'enveloppe générale cuticulifère et spiculifère serait mi-partie palléale (dorsalement) et mi-partie pédieuse (ventralement)» (PELSENEER 1903, p. 37).

Über diese Schwäche der eigenen Ansicht war sich THIELE selbst klar, als er (1902: 1, p. 300) schrieb: »Der einzige Grund, der gegen diese Homologie spricht, ist die Ausdehnung der Cuticula.» Er hat indes sogleich eine Hilfshypothese zur Hand, mit der er die Schwierigkeit beiseite schieben zu können glaubt: »Die Urformen müssen flache Thiere gewesen sein, deren Ventralseite dem Boden angeschmiegt war. Nahm der Körper aber einen rundlichen Querschnitt an, wie es ausser den Solenogastren bei Chätopoden, Nematoden und anderen 'Rundwürmern' der Fall ist, und gingen die Thiere ausserdem zu einer Lebensweise über, welche die Bauchseite ungeschützt liess, so setzte sich die Cuticularisirung auch über die Ventralseite fort, wie es ja bei den genannten Würmern der Fall ist.»

Diese Hilfshypothese erscheint mir jedoch keineswegs befriedigend. Wenn es sich bloss um ein Epithel handelte, das entweder Cilien trüge oder eine Cuticula ausbildete, so könnte die Hypothese vielleicht gewisse Beachtung verdienen, kaum dagegen, wenn, wie es tatsächlich der Fall ist, eine bedeutend kompliziertere Verschiedenheit zwischen den beiden Integumentarten besteht. Diese unterscheiden sich nämlich nicht nur dadurch voneinander, dass die eine eine Cuticula bildet, während die andere Cilien trägt, sondern auch dadurch, dass die erstgenannte Spicula sowie mehr oder weniger kompliziert gebaute Epidermispapillen besitzt. Das selbständige Auftreten dieser Elemente an der Stelle des alten Flimmerepithels scheint mir die Frage für THIELE in hohem Grade zu erschweren.

Die im ersten Teil dieser Arbeit geschilderten Beobachtungen über die Oberflächendifferenzierung des inneren Blattes der Lateralfalten bei *Proneomenia* und *Neomenia* sowie des Mundschildes von *Chaetoderma* (p. 355 und 374) zeigen auch, dass, wenn eine cuticulaartige Bildung bei einem früheren Flimmerepithel entsteht, diese von ganz anderer Art ist als die Cuticula in dem spiculatragenden Integument, nämlich ein Cuticularsaum anstatt einer strukturlosen Cuticula, und von Spicula und Epidermispapillen findet sich in diesen Integumentteilen keine Spur.

Zum Schluss sei auch erwähnt, dass ODHNER (1921, p. 62) in dem Umstand, dass die Körperseite bei *Gymnomenia* sowie bei einigen anderen

Formen mit dünner Cuticula (*Nematomenia, Heathia* und *Sandalomenia*) eingebuchtet ist, eine erste Andeutung der Mantelhöhle der Chitonen gefunden zu haben glaubt. Aber wenn man THIELES eben erwähnte Hypothese einer Verwandlung des Flimmerepithels in ein spiculatragendes Integument nicht anerkennen kann, so kann man natürlich auch nicht zugeben (was ja diese Ansicht ODHNERS fordert), dass eine umgekehrte Integumentverwandlung stattgefunden hat.

IV. Schlussbemerkungen.

Alle bisher bekannten Tatsachen scheinen dafür zu sprechen, dass die Solenogastren früher einen Mantel und einen Fuss ähnlich denen der Chitonen gehabt haben. Die Einwände THIELES und seiner Anhänger hiergegen sowie ihre Annahme, dass die ganze Ventralhälfte der Solenogastren dem Fuss der Chitonen homolog ist, sind allem Anschein nach unberechtigt. Die spärlichen Beobachtungen, die man über die Ontogenie der Solenogastren gemacht hat (PRUVOT 1890: 1, 1892; HEATH 1918; BABA 1938, 1940), scheinen, ebensowenig wie unsere bisherige Kenntnis über das Nervensystem der Solenogastren Licht auf diese Frage werfen zu können.

PELSENEER und WIRÉN haben es wahrscheinlich gemacht, dass die Bauchfurche und die Kloake der Solenogastren Reste einer Mantelhöhle ähnlich der der Chitonen sind, und meine Untersuchungen über die Schalendrüse und das Atrium der Solenogastren scheinen zu ergeben, dass dasselbe auch bei diesen Organen der Fall ist. HEATHS und meine Untersuchungen über die Bauchfurche der Neomenioideen bestätigen PELSENEERS Ansicht, dass die Hauptfalte der Bauchfurche der Rest eines Fusses ähnlich dem der Chitonen ist (was WIRÉN bezweifelte), und meine Untersuchungen über den Mundschild der Chaetodermatiden scheinen zu zeigen, dass auch dieses Organ ein Rest desselben ist.

In Fig. 52 habe ich schematisch die Körperteile wiedergegeben, welche nach PELSENEERS, WIRÉNS, HEATHS und meinen Ergebnissen bei den Neomenioideen und den Chitonen homolog zu sein scheinen.

Wahrscheinlich können wir nicht (wie PELSENEER es wenigstens ursprünglich tat) annehmen, dass die Solenogastren von Formen stammen, welche in allen Beziehungen den Chitonen glichen, sondern müssen mit WIRÉN voraussetzen, dass die Solenogastren und die Placophoren auf eine gemeinsame Stammform zurückgehen, die bloss in gewissen Hinsichten (z.B. im Besitz eines Mantels und eines Fusses) mit den Chitonen übereinstimmte. PELSENEERS Ansicht ist schon aus allgemein phylogenetischen Gründen unwahrscheinlich, und viele Forscher haben — sicher mit Recht —

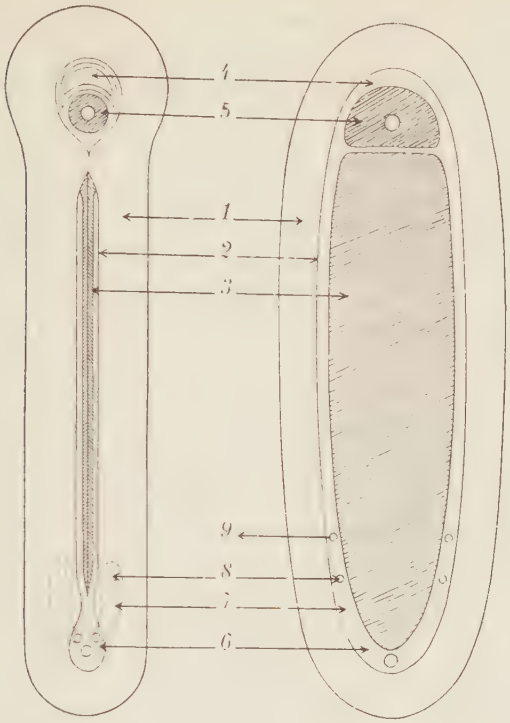

Fig. 52. *Neomenioidea* und *Placophora*. Körperteile, die wahrscheinlich homolog sind. *1* ventrale Körperwand mit spiculatragendem Integument — Mantelfalte, *2* Bauchfurche — Mantelhöhle, *3* Bauchfalte — Fuss, *4* Cirrenapparat — vorderer Teil der Mantelhöhle, *5* periorale Falte — Mundscheibe, *6* Kloake — perianaler Teil der Mantelhöhle, *7* Schalendrüse — mit Schleimkrausenepithel bekleideter Teil der Mantelhöhle, *8* Öffnung des nicht drüsigen Teils des Gonoduktes in die Schalendrüse — Öffnung des Nephridiums in die Mantelhöhle. (*9* zeigt die Öffnung des distalen Teils des Placophorengonoduktes, der bei den Neomenioideen kein Homologon hat.)

auf Verhältnisse bei den Solenogastren hingewiesen, welche wahrscheinlich ursprünglicher sind als bei den Chitonen.

Meine Feststellung, dass die Hauptfalte der Neomenioideen und der Mundschild der Chaetodermatiden wahrscheinlich homolog sind, sowie meine Untersuchungen über den Bau der Schalendrüse bei den Neomenioideen und den Chaetodermatiden sprechen dafür, dass sich diese beiden Gruppen während ihrer Entwicklung so früh voneinander getrennt haben, dass auch die ihnen gemeinsame Stammform einen Fuss und einen Mantel ähnlich denen der Chitonen besass. Sowohl für den Mundschild der Chaetodermatiden und die Hauptfalte der Neomenioideen als auch für die Schalendrüse der Neomenioideen und der Chaetodermatiden gilt nämlich, dass,

während keines der entsprechenden Organe aus dem anderen hergeleitet werden zu können scheint, beide in natürlicher Weise aus dem Homologon des betreffenden Organs bei den Chitonen abgeleitet werden können.

Da die Solenogastren also nicht bloss in bezug auf Radula, Nervensystem, Integument und Pericardium mit den Chitonen übereinstimmen (was alles von THIELE anerkannt und auch von ihm als Zeichen einer Verwandtschaft zwischen den beiden Gruppen aufgefasst wird), sondern auch einen Fuss und einen Mantel ähnlich denen der Chitonen gehabt zu haben scheinen, besteht meines Erachtens kein Anlass (wie THIELE) die Klasse Amphineura aufzulösen und von den Solenogastren und Placophoren bloss die letzteren zu den Mollusken zu rechnen.

Trotz meiner Ansicht, dass sich die Neomenioideen und die Chaetodermatiden so früh voneinander getrennt haben, dass auch ihre gemeinsame Stammform in bezug auf Mantel und Fuss chitonähnlich war, halte ich es nicht für berechtigt, die Neomenioideen, Chaetodermatiden und Chitonen als drei gleichwertige Gruppen der Klasse Amphineura zu betrachten. Die Neomenioideen und Chaetodermatiden ähneln einander nämlich in mehreren Beziehungen (z.B. hinsichtlich des Nervensystems und des Coeloms) bedeutend mehr, als sie jede für sich den Chitonen ähneln. Deshalb besteht Grund zu der Annahme, dass sie nach der Trennung von den Chitonen anfangs nur einen Stamm bildeten, was die Einteilung der Amphineuren in bloss zwei gleichgestellte Gruppen, Placophora und Solenogastres, rechtfertigt.

Literaturverzeichnis.

Baba, K., 1938. The Later Development of a Solenogastre, Epimenia verrucosa (Nierstrasz). *J. Dep. Agric. Fukuoka, 6.*

——, 1940. The early development of a solenogastre, Epimenia verrucosa (Nierstrasz) *Annot. zool. Jap., 19.*

Blumrich, J., 1891. Das Integument der Chitonen. *Z. wiss. Zool., 52.*

Graff, L., 1876. Anatomie des Chaetoderma nitidulum, Lovén. *Z. wiss. Zool., 26.*

——, 1877. Neomenia und Chaetoderma. *Z. wiss. Zool., 28.*

Haller, B., 1894. Beiträge zur Kenntnis der Placophoren. *Morphol. Jb., 21.*

Hansen, G. A., 1877. Anatomisk Beskrivelse af Chaetoderma nitidulum. *Nyt Mag. Naturv., 22.*

——, 1889. Neomenia, Proneomenia und Chätoderma. *Bergens Mus. Aarsber., 1888.*

Heath, H., 1899. The Development of Ischnochiton. *Zool. Jb. Anat., 12.*

——, 1904: 1. The habits of a few Solenogastres. *Zool. Anz., 27.*

——, 1904: 2. A new Genus and Species of Solenogastres. *Zool. Anz., 28.*

——, 1905. The Morphology of a Solenogastre. *Zool. Jb. Anat., 21.*

——, 1911. Reports on the scientific results of the expedition to the tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, by the U. S. Fish Commission Steamer »Albatross», from August, 1899, to June, 1900, Commander Jefferson F. Moser, U. S. N., commanding. XIV. The Solenogastres. *Mem. Mus. Harvard, 45.*

——, 1912. Spengelomenia, A new Genus of Solenogastres. *Zool. Jb., Suppl. 15, 1.*

——, 1914. Certain features of solenogastre development. *Proc. Ac. nat. Sci. Philad., 66.*

——, 1918. Solenogastres from the eastern coast of North America. — *Mem. Mus. Harvard, 45.*

Heider, K., 1914. Phylogenie der Wirbellosen. *Kultur der Gegenwart, 3. Teil, 4 Abt., 4.*

Heuscher, J., 1892. Zur Anatomie und Histologie der Proneomenia Sluiteri Hubrecht. *Jena. Z. Naturw., 27, N. F. 20.*

Hoffmann, H., 1929: 1. Aplacophora. *Bronn, Kl. Ord., 3, Abt. 1, Nachtr. 1.*

——, 1929: 2. Polyplacophora. *Bronn, Kl. Ord., 3, Abt. 1, Nachtr. 2.*

——, 1930. Übersicht über die »Amphineuren». *Bronn, Kl. Ord., 3, Abt. 1, Nachtr. 3.*

——, 1937. Über die Stammesgeschichte der Weichtiere. *Zool. Anz., Suppl. 10.*

Holmgren, N., 1902. Studien über Cuticularbildungen. I. Ueber Cuticularbildungen bei Chaetoderma nitidulum Lovén. *Anat. Anz., 22, 1903.*

Hubrecht, A. A. W., 1880. Proneomenia Sluiteri gen. et sp. n., eine neue archaische Molluskenform aus dem Eismeere. *Zool. Anz., 3.*

——, 1881. Proneomenia Sluiteri gen. et sp. n. with remarks upon the anatomy and histology of the Amphineura. *Niederl. Arch. Zool., 1881, Suppl. I.*

——, 1882. A Contribution to the Morphology of the Amphineura. *Quart. J. microsc. Sci., Ser. 2, 22.*

Hubrecht, A. A. W., 1888. Dondersia festiva; gen. et sp. nov. *Nederl. Tijdschr. Geneesk., 1888.*

Ihering, H. v., 1876. Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig.

——, 1878. Bemerkungen über Neomenia und über die Amphineuren im Allgemeinen. *Morphol. Jb., 4.*

Jägersten, G., 1947. On the Structure of the Pharynx of the Archiannelida with Special Reference to There-occurring Muscle Cells of Aberrant Type. *Zool. Bidr. Uppsala, 25.*

Knorre, H. v., 1925. Die Schale und die Rückensinnesorgane von Trachydermon (Chiton) cinereus L. und die Ceylonischen Chitonen der Sammlung Plate. *Jena. Z. Naturw., 61.*

Koren, J. & Danielssen, D. C., 1879. Descriptions of new Species belonging to the Genus Solenopus, with some Observations on their Organization. *Ann. nat. Hist., Ser. 5, 3.*

Kowalevsky, A., 1880. Bau und Lebenserscheinungen von Neomenia gorgonophilus. *Zool. Anz., 3 (p. 190).*

——, 1901. Sur le genre Chaetoderma. *Arch. Zool. exp. gén., Sér. 3, 9.*

Kowalevsky, A. & Marion, A. F., 1882. Etudes sur les Neomenia. *Zool. Anz., 5.*

——, 1887. Contributions à l'histoire des Solénogastres ou Aplacophores. *Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, 3.*

Marion, A. F. & Kowalevsky, A., 1886. Organisation du Lepidomenia hystrix, nouveau type de Solénogastre. *C. R. Ac. Sci. Paris, 103.*

——, 1888. Sur les espèces de Proneomenia des côtes de Provence. *C. R. Ac. Sci. Paris. 106.*

Nierstrasz, H. F., 1902. The Solenogastres of the Siboga-Expedition. *Siboga Exp., 47.*

——, 1903. Neue Solenogastren. *Zool. Jb. Anat., 18.*

——, 1905. Kruppomenia minima und die Radula der Solenogastren. *Zool. Jb. Anat., 21.*

——, 1908: 1. Mollusca. VII. Solenogastres. *Nation. antarct. Exp., 4.*

——, 1908: 2. Die Amphineuren. I. Die Solenogastren. *Ergebn. Fortschr. Zool., 1.*

——, 1910: 1. Die Amphineuren. II. Die Chitonen. *Ergebn. Fortschr. Zool., 2.*

——, 1910: 2. Die Amphineuren. III. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Solenogastren und Chitonen. *Ergebn. Fortschr. Zool., 2.*

Odhner, N. Hj., 1921. Norwegian Solenogastres. *Bergens Mus. Aarb., 1918—19.*

Pelseneer, P., 1890. Sur le pied de Chitonellus et des Aplacophora. *Bull. Sci. France Belg., 22.*

——, 1896. Les reins, les glandes génitales et leurs conduits dans les Mollusques. *Zool. Anz., 19.*

——, 1898. Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaiques. *Mém. Ac. Sci. Belg., 57.*

——, 1903. Mollusques. *Résult. Voy. Belgica. Zoologie.*

——, 1906. Mollusca. *E. Ray Lankester, A Treatise on Zoology, 5.* London.

Pilsbry, H. A., 1897. Aplacophora. *Manual of Conchology, 17.* Philadelphia.

Plate, L., 1901. Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. *Zool. Jb., Suppl. 5.*

Pruvot, G., 1890: 1. Sur le développement d'un Solénogastre. *C. R. Ac. Sci. Paris, 111.*

——, 1890: 2. Sur le prétendu appareil circulatoire et les organes génitaux des Néoméniées. *C. R. Ac. Sci. Paris, 111.*

——, 1891. Sur l'organisation de quelques Néoméniens des côtes de France. *Arch. Zool. exp. gén., Sér. 2, 9.*

PRUVOT, G., 1892. Sur l'embryogénie d'une Proneomenia. *C. R. Ac. Sci. Paris, 114.*

——, 1899. Sur deux Néoméniens nouveaux de la Méditerranée. *Arch. Zool. exp. gén., Sér. 3, 7.*

——, 1902. Sur les affinités et le classement des Néoméniens. *Arch. Zool. exp. gén., Sér. 3, 10, Notes et Revue 1—2.*

SCHAFFER, J., 1933. Lehrbuch der Histologie und Histogenese. Leipzig.

SIMROTH, H., 1893. Kritische Bemerkungen über die Systematik der Neomeniiden. *Z. wiss. Zool., 56.*

——, 1892—94. Mollusca. *Bronn, Kl. Ord., 3, Abt. 1.*

SÖDERSTRÖM, A., 1925. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Mollusken. Uppsala.

THIELE, J., 1891. Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Ein Beitrag zur Phylogenie der Tiere. *Jena. Z. Naturw., 25, N. F. 18.*

——, 1892. Über Wurmmollusken. *SB. Abh. Ges. Isis, 1892.*

——, 1894. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Amphineuren. I. Über einige Neapeler Solenogastres. *Z. wiss. Zool., 58.*

——, 1895. Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Amphineuren. *Biol. Zbl., 15.*

——, 1900. Proneomenia thulensis nov. spec. *Fauna arct., 1.*

——, 1902: 1. Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. *Z. wiss. Zool., 72.*

——, 1902: 2. Proneomenia amboinensis n. sp. *Semon. Zool. Forschungsreisen Australien und Mal. Archipel., 5.*

——, 1902: 3. Proneomenia Valdiviae n. sp. *Wiss. Ergebn. Dtsch. Tiefsee-Exp. Valdivia 1898—1899, 3.*

——, 1906. Archaeomenia prisca n .g., n. sp. *Wiss. Ergebn. Dtsch. Tiefsee-Exp. Valdivia 1898—1899, 9.*

——, 1911. Die Solenogastres der Russischen Polar-Expedition 1900—1903. *Mém. Ac. Sci. St. Pétersb., Sér. 8, 29.*

——, 1913: 1. Antarktische Solenogastren. *Dtsch. Südp.-Exp., 14, Zool. 6.*

——, 1913: 2. Solenogastres. *Tierreich, 38.*

——, 1925. Solenogastres. *Handb. Zool., 5.*

——, 1934. Solenogastres. *Handwörterb. Naturwiss., 9.*

TULLBERG, T., 1875. Neomenia a new genus of invertebrate animals. *Bih. Svenska Ak., 3*

WETTSTEIN, E., 1904. Zur Anatomie von Cryptoplax larvaeformis Burrow. *Jena. Z. Naturw., 38, N. F. 31.*

WIRÉN, A., 1892: 1. Studien über die Solenogastres. I. Monographie des Chaetoderma nitidulum Lovén. *Svenska Vet. Ak. Handl., 24.*

——, 1892: 2. Studien über die Solenogastren. II. Chaetoderma productum, Neomenia, Proneomenia acuminata. *Svenska Vet. Ak. Handl., 25.*

WOODLAND, W., 1907. Studies in Spicule Formation. VI. — The Scleroblastic Development of the Spicules in some Mollusca and in one Genus of Colonial Ascidians. *Quart. J. microsc. Sci., New Series, 51.*